Beiträge zur Kenntniss
der
Morphologie und Biologie der Cacteen.

Inaugural-Dissertation
zur
Erlangung der Doktorwürde
bei der
hohen philosophischen Facultät der Universität München (II. Section)
eingereicht von

William Francis Ganong
aus Cambridge, Mass., U. S. A.

Sonderabdruck aus „Flora oder allg. Bot. Zeitung“ 1894, Ergänzungsband.

München
Druck von Val. Höfling, Kapellenstrasse 3.
1894.

Beiträge zur Kenntniss
der
Morphologie und Biologie der Cacteen.

Inaugural-Dissertation
zur
Erlangung der Doktorwürde
bei der
hohen philosophischen Facultät der Universität München (II. Section)
eingereicht von
William Francis Ganong
aus Cambridge, Mass., U. S. A.

Sonderabdruck aus „Flora oder allg. Bot. Zeitung" 1894,
Ergänzungsband.

München
Druck von Val. Höfling, Kapellenstrasse 3.
1894.

I. Die Morphologie und Biologie der vegetativen Theile.

Die vorliegende Arbeit enthält die Resultate von Forschungen, welche unternommen wurden, um die Morphologie und die Homologieen der vegetativen Theile der Familie der Cacteen festzustellen. Die Arbeit ist im pflanzenphysiologischen Institut zu München unter der Leitung des Herrn Professor Goebel unternommen worden. Ich möchte Herrn Professor Goebel auch an dieser Stelle für seinen beständigen Rath und Hilfe bei meiner Arbeit und für die liebenswürdige Ueberlassung des Untersuchungsmaterials meinen verbindlichsten Dank aussprechen.

Die grundlegende Arbeit für alles zukünftige morphologische und biologische Studium der Cacteen ist Goebel's Erörterung über diese Gegenstände in Band I seiner „pflanzenbiologischen Schilderungen". In diesem Werk werden die Entwickelungsgeschichte und Morphologie der Cacteen und die biologischen Principien ihrer Anpassung an Verminderung der Transpiration, an Schutz gegen Thiere und an andere durch eigenthümliche Standorte bedingte Verhältnisse und Bedürfnisse discutirt. Auf das auf diese Weise gewonnene Thatsachenmaterial stützen sich die folgenden Studien. Was an wichtigen Fragen bei dieser Familie schon durch die bisherigen Arbeiten zur Lösung gebracht worden ist und was bei dieser Familie noch zu untersuchen bleibt, werden wir am besten erkennen, wenn wir die Geschichte der Entwickelung unserer Kenntniss der Familie kurz betrachten.

Die früheren Autoren schilderten einfach die äussere Form der Cacteen ohne Rücksicht auf ihre morphologische Bedeutung. De Candolle (1828) war hinsichtlich der morphologischen Deutung

Bahnbrecher. Er hielt die meisten Cacteen für vollständig blattlos, die Dornen nicht für umgewandelte Blätter. Die für diese Familie so charakteristischen Mamillen oder Blattkissen hielt er bei Mamillaria für Blätter, bei anderen Gattungen nur für Blattträger. Eine genauere Erörterung dieser Punkte wurde von Zuccarini (1836) gegeben, welcher zum Schlusse kam, dass alle Cacteen, ausser Mamillaria, Echinocactus, Melocactus und einigen Cerei, Laubblätter besitzen, dass die Dornen umgewandelte Blätter (Knospenschuppen) und die Borsten Trichomgebilde sind, dass die Blattkissen Stamm- nicht Blattnatur besitzen und dass durch deren Verschmelzung die Rippen zu Stande kommen.

Weiter nahm er an, dass bei jeder Blattachsel zwei Knospen, eine äussere und sterile, welche nur Dornen (Knospenschuppen) erzeugt, und eine innere und fertile, welche Blüthen oder Aeste trägt, vorhanden sind. Treviranus (1838) schrieb, dass die Dornen auf der Spitze einer Mamilla „Endungen eines nur theilweise entwickelten Blattes“ sind und die der Achselknospe „eine verkümmerte und verwandelte Blattknospe“ darstellen. Ein bedeutender Fortschritt war die Abhandlung von Kauffmann (1859), worin er Uebergangsformen zwischen Dornen und Blättern schilderte und abbildete und zu dem Schlusse kam, dass Blätter und Dornen morphologisch identisch sind, und dass die letzteren nur Knospenschuppen darstellen. Die Morphologie des Blattkissens hat er gut verstanden, aber in jeder Blattachsel von Echinocactus und Mamillaria hat er zwei Knospen, in den anderen aber nur eine gefunden. Vöchting (1874) in seiner umfangreichen Arbeit über Rhipsalis hielt die Dornen für Emergenzen und nahm an, dass die Blätter bis an die äusserste Spitze mit dem Stamm verwachsen sind. Er erkannte das Blattkissen nicht und hielt alle die Knospen, welche in der Achsel des Blattes von einigen Rhipsalis-Arten vorkommen, mit Ausnahme je einer einzigen für endogenen Ursprungs. Delbrouk (1875), welcher die Entwickelung der Dornen untersuchte, kam zum Schlusse, dass dieselben Emergenzen, mehr Phyllome als Thallome sind. Demnächst stossen wir auf die schon erwähnte Arbeit von Goebel (1889). Darin hat er bewiesen, dass eine besondere morphologische Einheitlichkeit in der ganzen Familie herrscht, dass alle Cacteen Blätter besitzen, auf deren Basen die Achselknospen angelegt sind, und dass Blatt und Knospe zu dem Blattkissen auswachsen. Er findet nur eine einzige Achselknospe bei jedem Blatt und vertheidigt die Ansicht, dass die zwei Vegetationspunkte von Mamillaria nur zwei Theile eines einzigen in die Länge gezogenen

Vegetationspunktes sind. Er hielt die Dornen für umgewandelte Blätter. Goebel's Abhandlung enthält zugleich die einzige biologische Betrachtung der Familie, welche bis jetzt veröffentlicht ist. Kurz nachher (1889) sind Wetterwald's Studien erschienen, welcher unabhängig zu vielen der von Goebel ausgesprochenen Ansichten und Deutungen gelangte. Die Dornen hielt er für Blätter, den inneren Vegetationspunkt von Mamillaria aber für eine Neubildung. Schliesslich sind zu erwähnen drei Abhandlungen von Schumann (1890, 1891, 1894), worin er auf allgemeinere Erwägungen und nicht auf neue Untersuchungen die Meinung gründete, dass die Dornen Emergenzen sind und dass der innere Vegetationspunkt von Mamillaria eine Neubildung ist. Die für die Anatomie mehr oder weniger werthvollen Abhandlungen von Schleiden, Caspari, Arloing und Lauterbach haben nur untergeordneten Werth für die Morphologie, was auch für die systematischen Werke von De Candolle, Zuccarini, Engelmann und Schumann gilt. Delpino hat Honigausscheidung bei gewissen Arten erwähnt.

Aus dem Gesagten geht es hervor, dass die wichtigen Punkte, in welchen keine Uebereinstimmung bis jetzt erreicht ist, folgende sind: 1. die Morphologie der Dornen, 2. die Beziehung der zwei Vegetationspunkte bei Mamillaria zu dem einzigen anderer Gattungen, 3. die Entstehung der sogenannten endogenen Vegetationspunkte bei Rhipsalis. Wenn wir hinzufügen, dass der Bündelverlauf mit seinen Homologien und die innere Anatomie überhaupt sehr wenig studirt worden sind, und dass nur erst eine Grundlage für die biologische Deutung gelegt worden ist, dann sehen wir, dass eine erneute Untersuchung der Familie eine lohnende Aufgabe ist. Die Beiträge, welche ich zur Aufklärung habe liefern können, sollen nunmehr in Kürze geschildert werden.

Opuntia.

Die Principien der Oberflächenvergrösserung der vielfach verästelten und gegliederten Formen dieser Gattung sind von Goebel untersucht und die Entwickelung des Vegetationspunktes ist von Kauffmann, Goebel und Wetterwald geschildert worden. Die Entwickelung ist kurz folgende. Auf dem Stammscheitel entstehen auf gewöhnliche Weise Blätter, und bald werden auf deren Basen Achselknospen angelegt.[1]) Dicht oberhalb der Knospe hört

[1]) Auf der Blattbasis aber in Berührung mit dem Stamm, nicht mit einem Zwischenstück wie Schumann sagt.

eine Zone des Blattgewebes auf zu wachsen, so dass beim weiteren Wachsthum des Gebildes die Stelle als Einschnürung erscheint, wo später das Blatt abbricht. Die Achselknospe erzeugt Haare und zugleich auf ihrer äusseren (Blatt-)Seite Anlagen, welche mit Blattanlagen identisch sind. Ich finde bei *O. arborescens* und anderen, dass zwei solche Anlagen, eine rechts und eine links vom Tragblatt, und zwar nach einander zum Vorschein kommen. Später tritt eine weitere Anlage innen (sprosswärts) von den zwei, dann weiter einwärts wieder zwei, dann wieder eine und so weiter in der Anordnung, welche in Fig. 1 abgebildet ist.

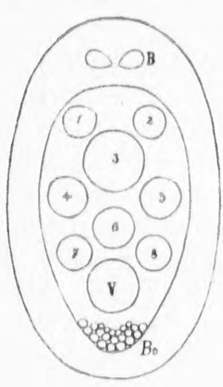


Fig. 1.
Anordnung der Dornen bei *O. arborescens*.
B Blattbündel; Bo Borsten; V Vegetationspunkt.

Unterdessen wachsen der Stamm und die später das Blattkissen bildende Vereinigung von Blattbasis und Achselspross auf solche Weise, dass die zuerst gegen die Stammachse gerichtete Knospe (welche mit ihren Erzeugnissen in späteren Stadien Dornpolster genannt wird) sich fast um 180° dreht, so dass sie endlich gerade von der Achse abgekehrt ist, und wegen der Verschmelzung des Kissens mit dem Stamm auf der Stammoberfläche zu sitzen scheint. Diese Vorgänge sind zum Theil in Fig. 6 diagrammatisch dargestellt. Sobald als Raum genug auf der inneren Seite des Vegetationspunktes der Achselknospe vorhanden ist, treten auf dieser Seite Blattanlagen auf, die in unterbrochenen Linien angeordnet sind. Diese Blattanlagen sind viel zahlreicher (bis zu Hunderten) als die schon erwähnten Dornanlagen, aber sonst ähnlich gebaut und angeordnet. Aus diesen Anlagen gehen die Borsten hervor; Gebilde, welche nur bei der Gattung Opuntia sich finden. Es folgt aus den erwähnten Thatsachen, dass die Anordnung und Entstehung von Dornen und Borsten eine d o r s i v e n t r a l e ist.

Die Basen der Blätter am Hauptvegetationspunkt sind dicht gedrängt aber nicht überall in Berührung mit einander, so dass gewisse kleine Stücke der Stammoberfläche zu Tage treten. Bei den Flachopuntien sind die Blattkissen schliesslich auf der Oberfläche weit getrennt; bei *O. subulata* ist über jedes Blattkissen ein freies Areal der Stammoberfläche, und endlich bei *O. arborescens,* wie sehr leicht an jungen Stadien zu sehen ist, wird das Areal auf ein kleines Stück reducirt, welches dicht oberhalb des Polsters liegend, die obere Grenze der-

selben bildet und mit dem Wachsthum des Kissens wächst (Fig. 6, So). Dieses Stück der Stammoberfläche ist nicht zu verwechseln mit einem Feld der quergetheilten Blattkissen, wie sie bei manchen Formen auftreten. Die Achselvegetationspunkte ruhen entweder lange Zeit als entwickelungsfähige Knospen oder sie erzeugen jährlich neue Dornen und Borsten oder sie wachsen zu einem Ast oder einer Blüthe aus.

Zunächst müssen wir die Erzeugnisse des Polsters genauer betrachten. Diese sind Haare, Dornen, Borsten, Kurztriebe, Aeste, Blüthen und seltener Nectarien und Wurzeln.

Die Haare sind hauptsächlich Schutzorgane für die Vegetationspunkte. Sie sind ausdauernd, enthalten nur selten Krystalle, und ihre Zellwände, besonders die der Endzellen, sind oftmals so schön gestreift und getüpfelt, dass es fast scheint, als ob sie wasserabsorbirende Organe sind. Die Haare dieser ganzen Familie können als besonders günstiges Material für das Studium der Zellwände empfohlen werden. Eine wichtige Function der Haare ist ihre Verwendung zur Bildung der Haube, welche die Dornen vieler Cylinderopuntiae wie eine weisse zarte Scheide umhüllt. Diese Bildung ist ein Hauptcharakter der Abtheilung *Tunicatae* und durchaus auf diese beschränkt. Von allen früheren Beobachtern ist sie als eine Epidermis gedeutet worden, aber ihre Entwickelungsgeschichte zeigt uns, dass die Haare dicht um den jungen Dorn sich schliessen und über ihm zusammenkleben und endlich zur mantelartigen Scheide werden. Ueber die biologische Bedeutung der Scheide habe ich mir kein Urtheil bilden können. Sie ist nicht nöthig zum Schutz der jungen Dornen, weil sie so vielen fehlt. Möglicherweise ist sie eine vererbte Eigenthümkeit, welche früher wichtig war.[1])

Die Dornen sind nach Form und Ausbildung sehr verschieden. Ihr Bau und ihre Entwickelung sind von Delbrouk und Caspari geschildert. Man kann drei Abtheilungen unterscheiden: 1. Schutzdornen, welche stark und gerade nach auswärts gerichtet sind und deren dickwandige tüpfellose[2]) Epidermiszellen mit Haken versehen sind; — 2. die Weichdornen, welche sehr lang und dünn und leicht biegsam sind. Sie stehen nicht gerade nach aussen und sind weiss gefärbt. *O. Scheerii* und *O. leucotricha* sind ausgezeichnete Beispiele. Die weisse Farbe entsteht dadurch, dass die Epidermiszellen dünnwandig und mit verschieden geformten Tüpfeln versehen

---

1) Scheiden von zusammenklebenden Haaren sind anderswo bekannt. S. Goebel, Schilderungen II, Taf. XXIII, Fig. 12.

2) Falsche Tüpfel sind durch Pilzethätigkeit vielfach vorhanden.

sind, so dass Luft (und Wasser) sehr leicht hinein- und herausgehen kann. Gleiche Tüpfelbildungen finden sich auch in anderen Gattungen. Was ihre biologische Bedeutung ist, kann nur an den natürlichen Standorten festgestellt werden. Sie sind gewiss nicht zur Wasseraufsaugung angepasst, weil keine Einrichtung vorhanden ist, das Wasser in den Stamm einzuleiten; — 3. Nectariendornen, welche unten näher beschrieben werden sollen.

Um die Morphologie der Dornen ist viel gestritten worden. Zuccarini, Kauffmann, Goebel und Wetterwald halten sie für umgewandelte Blätter, aber De Candolle, Delbrouk und besonders Schumann für Emergenzen. Schumann (III) hält sie nicht für Blätter, 1. weil ihre Anordnung nicht spiralig ist, — 2. weil manchmal zwischen den älteren Dornen neue auftreten, — 3. weil die Borsten viel zahlreicher sind, als sonst irgendwo in der Natur Blattanlagen an Seitenästen angetroffen werden. Diese Einwürfe sind leicht zu widerlegen: 1. nicht selten sind wirkliche Blätter dorsiventral angelegt, wie hier die Dornen; — 2. eine wirkliche Einschiebung von neuen Dornen zwischen den älteren findet nicht statt; ich habe diese Frage sehr genau untersucht und finde keinen Fall davon; bei oberflächlicher Beobachtung kann allerdings der Schein erweckt werden, wenn ein altes Polster seine Dornen radial und dicht gedrängt anlegt; — 3. dass für gewöhnlich nicht so viele Anlagen auftreten, ist kein Beweis, dass sie nicht auftreten können, wenn Bedürfniss dafür vorhanden ist, und jedenfalls sind die Anlagen hier nicht viel zahlreicher als die Staubblätter einiger Blüthen.

Viel beweiskräftiger aber als diese theoretischen Argumente ist das Vorkommen von normalen Uebergangsformen zwischen Dornen und Blättern, welche Kauffmann vor vierzig Jahren geschildert und abgebildet hat und welche ich auch wieder beobachtet habe. Wenn ein Achselvegetationspunkt von Opuntia aufhört Dornen zu erzeugen und anfängt Blätter zu bilden, so ist der Uebergang nicht plötzlich, sondern allmählich. Nach dem letzten Dorn kommt ein Gebilde, welches an der Basis etwas blattähnlich ist, darauf ein noch blattähnlicheres. Beim nächsten tritt schon die Spur eines Gefässbündels (Fig. 2) und einer Achselknospe auf, dann folgt ein Gebilde, welches nur an der Spitze dornähnlich ist und eine gut entwickelte Achselknospe hat (Fig. 3) und schliesslich folgt ein typisches Blatt. Die Zahl dieser Zwischenformen ist sehr verschieden. Manchmal sind nur zwei oder drei vorhanden, in älteren Polstern zuweilen acht oder zehn. Man kann sie nur durch sorgsamste Unter-

suchung finden und nur, wenn die erste Anlage des neuen Triebes zum Vorschein kommt, weil sie sehr leicht abbrechen. Ich habe sie bei *O. coccinellifera* und *O. Californica* in älteren Polstern am besten ausgeprägt gefunden. Ganz ähnliche Erscheinungen habe ich bei anderen Gattungen gefunden, wie später erwähnt werden soll. Man kann nicht zweifeln, dass diese Erscheinungen nur durch Homologie der Dornen und Blätter hervorgerufen werden kann. Man findet auch oftmals bei Opuntiaarten Dornpolster, welche verzweigt sind, d. h., neue Polster erscheinen zwischen den Dornen eines älteren, und weiter findet man neue, junge Polster in den Achseln von Dornen an der Basis eines Astes, welcher abgefallen ist. Wahrscheinlich haben wir es hier mit einer Knospenerzeugung in den Achseln von Dornen zu thun, was gleichfalls für die Blattnatur der Dornen spricht.

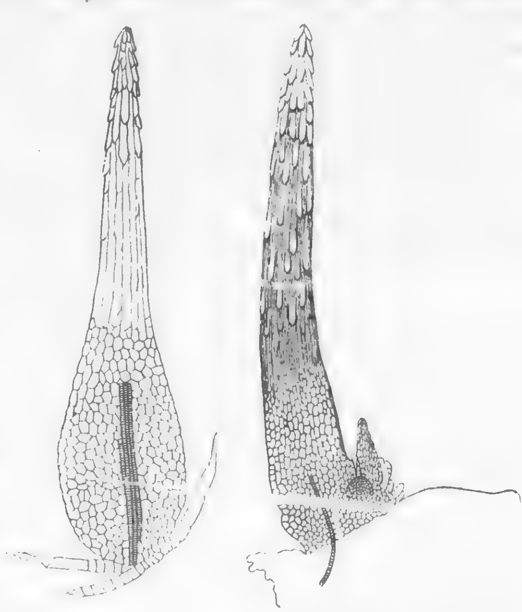


Fig. 2. Ein Blattdorn von einer Platopuntia.

Fig. 3. Ein Blattdorn von *O. coccinellifera*.

Die für die Opuntien so charakteristischen Borsten finden sich bei allen Arten dieser Gattung. Sie sind überall sehr gleichartig und sind immer viel kleiner als die Dornen, schlank, verholzt; die Epidermiszellen erzeugen rückwärtsgerichtete Haken. Wenn sie ausgewachsen sind, brechen sie bei leichter Berührung an der Basis ab, was dadurch bedingt ist, dass das Gewebe der Basis mit Ausnahme der Epidermiszellen desorganisirt ist, so dass die Borsten also nur durch die leicht zerbrechliche Epidermis gehalten werden. Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass die Borsten angepasst sind, leicht abzubrechen und in dem Fleisch eines Thieres eine Entzündung zu veranlassen, so dass das Thier nachdrücklich an die Gefährlichkeit der Berührung erinnert wird. Manchmal brechen die kleineren Dornen auch auf dieselbe Weise ab. Morphologisch sind die Borsten den

Dornen gleich. Die Entstehung ist dieselbe, man findet alle Uebergangsformen und in älteren Polstern geht die Erzeugung von Dornen langsam in die von Borsten über. Bei einigen Arten, wie *O. Rafinesquii* und *O. vulgaris* verschwinden die Dornen allmählich, während die Borsten zahlreicher werden und bei *O. microdasys* sind die ersterer ganz verloren gegangen, die letzteren aber sehr zahlreich.

Nectarien auf den vegetativen Theilen der Opuntien sind bis jetzt nicht geschildert worden, obwohl sie bei *Mamillaria, Rhipsalis* und *Cereus* bekannt sind. Sie sind indess auch bei Opuntien sehr häufig und scheiden grosse Tropfen von krystallklarem, klebrigem, süssem Honig aus. So weit verbreitet ist diese Bildung, dass ich sie fast bei jeder Art [1]) der Sammlung des Münchener botanischen Gartens gefunden habe. Man findet den Honig auf den Polstern in jungen Sprossen und in älteren, auf welchen jüngere entspringen. Bei den Flachopuntien erscheinen die Tropfen auf den Spitzen je zweier jüngerer Dornen; bei den Cylinderopuntien, wie *O. arborescens* und *imbricata,* aber auf bestimmten, leicht erkennbaren Drüsen, welche in dem jüngsten Theil des Polsters mit ihrem Gipfel in derselben Ebene wie die Spitzen der Haare stehen. Wenn wir die Drüsen genauer betrachten und ihre Entwickelungsgeschichte studiren, dann bemerken wir, dass sie auf ganz dieselbe Weise wie Dornen entstehen. Zuerst sind sie spitzig, mit Haken versehen. Später aber verholzen sie nicht wie die Dornen, sondern sie wachsen schnell in die Dicke (Fig. 4) und an ihrer Basis entstehen Gefässbündel. Endlich haben sie eine walzenförmige Gestalt, auf dem verbreiteten Kopf steht noch die mit Haken versehene Spitze.

Fig. 4. Drei Stadien der Entwickelung eines Nectariendornes von *O. arborescens.*

Die Zellen bleiben noch unverholzt und inhaltsreich, und eine Cuticula sondert sich ab (Fig. 5), zwischen welcher und der Drüsenoberfläche der Honig ausgeschieden wird. Schliesslich zerreisst die Cuti-

1) Bei *O. arborescens, imbricata, monacantha, triacantha, Amyclaea, glaucophylla, aurantiaca, Scheerii, robusta, coccinellifera, Engelmanni, pseudotuna, decumana, elatior, Californica* und zwei unbestimmten Arten. Für die Richtigkeit der Bestimmung kann ich nicht einstehen. Bei nur einer einzigen Art konnte ich sie nicht finden, *O. leucotricha,* bei welcher die jungen Sprosse von vielen schwachen Dornen umhüllt sind.

cula und der Honig steht als grosser Tropfen auf der Drüse. Später schrumpfen die Drüsen, verholzen und werden ausdauernd, so dass sie auch noch in alten Polstern zwischen den Dornen leicht zu finden sind. Es kann gar keinem Zweifel unterliegen, dass die Drüse einen umgewandelten Dorn darstellt.

Fig. 5. Die Spitze eines Nectariendornes von *O. arborescens.*

Bei den Flachopuntien ist der Fall etwas anders. Hier sind keine besonderen Drüsen, sondern nur Dornen, welche mit blossem Auge durch ihr zartes Aussehen auffallen und von gewöhnlichen Dornen derselben Grösse dadurch unterschieden sind, dass sie unverholzt bleiben, dicker werden und Gefässbündel ausbilden. An der Spitze der Haken scheint eine Cuticula ausgebildet zu werden; sonst habe ich hier keine Cuticularbildung sicher nachweisen können. Sie dürfte aber wohl an der ganzen Oberfläche vorhanden sein. Nachdem der Honig ausgeschieden ist, verschrumpfen und verholzen die Dornen und dauern zwischen den übrigen Dornen aus. Es ist klar, dass wir hier mit einem einfacheren Fall derselben Erscheinung als bei den Cylinderopuntien zu thun haben, und zweifellos wird genauere Untersuchung die Zwischenstadien zu Tage bringen.

Die biologische Bedeutung dieser Nectarien ist ganz unbekannt. Die Analogie veranlasst uns zu der Vermuthung, dass eine Untersuchung am natürlichen Standort ergeben wird, dass diese Cacteen Ameisenpflanzen sind, möglicherweise mit demselben Erfolg wie gewisse Acacien.

Wurzeln können bei gewissen kriechenden Formen, wie *O. Rafinesquii* und *O. vulgaris,* aus den Polstern hervorwachsen. Der Vegetationspunkt hat nichts damit zu thun. Die Wurzeln gebrauchen nur das Polster als Durchbruchstelle durch die Epidermis.

Derselbe Vegetationspunkt, welcher die Dornen erzeugt, wächst zu einer Blüthe oder einem Ast aus. Von den letzteren gibt es zweierlei Arten: gewöhnliche Sprossäste und sehr kurze Aeste, welche kaum aus dem Polster hervorragen und von ihm schwer zu unterscheiden sind. Die letzteren sind auch noch in anderen Gattungen vorhanden und werden in dem Abschnitt über Cereus, wo ich sie genauer studirt habe, näher besprochen werden.

Hier möchte ich einige Bemerkungen über die Anatomie der Opuntien hinzufügen. Die Opuntien zeigen uns die typische Cacteenanatomie. Schleim, dessen biologische Bedeutung bei der Besprechun

der Gattung Rhipsalis discutirt werden wird, ist reichlich vorhanden. Krystalle sind besonders häufig in älteren Theilen, wahrscheinlich zahlreicher als irgend anderswo in der Pflanzenwelt. Der Reichthum der Cacteen an Krystallen ist zum Theil Resultat des Fehlens abfallender Theile und der Condensation des Saftes durch langsames Wachsthum.

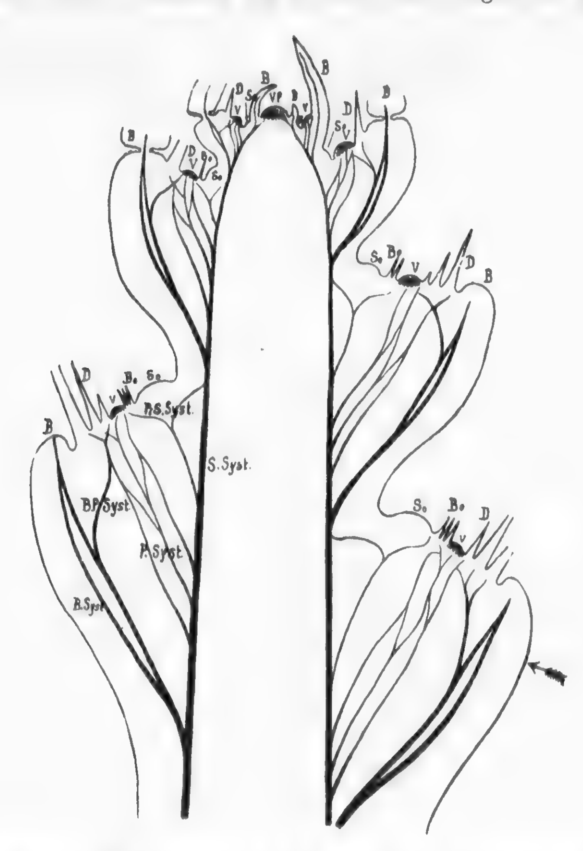


Fig. Diagramm des Bündelverlaufs u. s. w. bei einer Cylinderopuntia. B Blatt; Bo Borsten; D Dornen; So Stammoberfläche; V Achselvegetationspunkt; VP Hauptvegetationspunkt; B.Syst. Blattsystem; B.P.Syst. Blattpolstersystem; P.Syst. Polstersystem; P.S.Syst. Polsterstammsystem; S.Syst. Stammsystem.

Interessant ist bei *O. subulata* das Vorkommen von rundlichen lichtbrechenden Massen, welche nach der freundlichst gemachten Untersuchung meines Freundes Dr. M. Raciborski Einschlüsse von Kalkphosphat in Eiweiss sind. In jungen Sprossen bilden sie einen vollständigen Panzer dicht unterhalb der Epidermis, wahrscheinlich

ein Schutz gegen das Gefressenwerden durch kleine Tiere. Die Epidermis, der Kork und das Hypoderm sind nicht so mächtig entwickelt als in einigen anderen Gattungen.

Ich habe den Bündelverlauf ziemlich genau untersucht (Fig. 6). Bei typischen Fällen erzeugen die Blattspuren in der Nähe des Winkels, wo sie von dem Stamme ausbiegen, die nächst höheren Blattspuren und an ungefähr demselben Ort eine Querbindung zu dem vereinigten Blattspurstrang der nächsten Orthostiche (Fig. 7). Dadurch ensteht das für diese Gattung so charakteristische Netzwerk mit grossen Marköffnungen. Das System des Achselsprosses geht in typischen Fällen nicht von dem System des zugehörigen Blattes aus, sondern es entspringt oberhalb der Blattspur aus den Maschen der vereinigten Blattspurstränge (Fig. 6 und 7). Zwischen Achselspross- oder Polstersystem und Blattkissen ist eine wichtige Querverbindung vorhanden (B.P.Syst. in Fig. 6). Manchmal bei Opuntien und besonders bei anderen Gattungen fehlt das Polstersystem oder es ist mit dem Blattsystem vereinigt. Im ersten Fall ist das Polstersystem durch die Blattpolsterverbindung ersetzt. Noch ein System, welches bei Cylinderopuntien Bedeutung hat, ist ein Polsterstammsystem (P.S.Syst. in Fig. 6), welches, wenn die Kissen älter werden, eine starke directe Verbindung zwischen Polster und Stamm herstellt. Alle diese Thatsachen sind ohne weitere Bemerkungen durch die Figuren 6, 7 und 8 klargelegt.

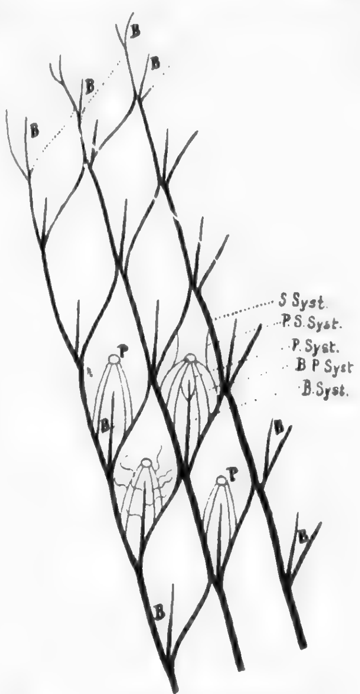


Fig. 7. Diagramm des Bündelverlaufs u. s. w. bei einer Flachopuntia. Buchstaben wie bei Fig. 6.

Bemerkungen über einzelne Arten.

Gewisse Flachopuntien, besonders *O. robusta* scheinen mir sympodial zu wachsen. Die Polster sind so weit von einander getrennt, dass der Hauptvegetationspunkt nicht von den nächstliegenden Polstern geschützt ist, sondern in das umliegende Gewebe eingesenkt ist. Er

scheint nicht weiter zu wachsen, aber ein seitlicher Punkt ersetzt ihn.

O. tesselata besitzt sehr langgestreckte Polster mit einer grossen Zahl von Borsten. Sie sind aber alle von einem Vegetationspunkt erzeugt und durch das Wachsthum des Stammes zu einer langen Linie ausgezogen.

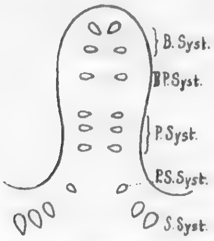


Fig. 8. Bündelverlauf in einem Blattkissen. Querschnitt in der Richtung des Pfeiles in Fig. 6. Buchstaben wie bei Fig. 6.

O. subulata. Engelmann hat gezeigt, dass die frühere *Peireskia subulata* wirklich eine Opuntia ist, zum Theil weil die Dornen mit Haken versehen sind und Borsten vorhanden sind. Ich finde, dass diese beiden Charaktere bei *Peireskia spatulata* auch vorkommen und dass hier wie auch bei *O. subulata* keine Peireskia-ähnliche Trennung des Achselvegetationspunktes stattfindet, wodurch es möglich scheint, dass beide Formen Opuntien sind. Beide Arten erzeugen neben Dornen und Borsten langgestreckte haarähnliche Gebilde, welche aus mehreren Zellenreihen bestehen und welche auch bei Peireskia vorkommen. Möglicherweise sind alle *subulata*- und *spathulata*-ähnliche Peireskien, obwohl Uebergangsarten, näher mit Opuntia als mit Peireskia verwandt.

Peireskia.

Bei dieser verhältnissmässig kleinen (ungefähr 13 Arten) Gattung sind zweierlei Gestaltsformen vorhanden: 1. verästelte holzige mit breiten abfallenden Blättern versehene Sträucher oder kleine Bäume, und 2. fleischige cylinderopuntienähnliche einen Uebergang zu Opuntia bildende Formen mit dicken oder walzenförmigen Blättern. Nur die ersteren und hauptsächlich die Langtriebe von *P. aculeata* hatte ich Gelegenheit zu untersuchen. Ihre Entwickelung ist, abgesehen von einigen Bemerkungen von Kauffmann, noch nicht untersucht worden.

Auf dem Stammscheitel entstehen auf ganz gewöhnliche Weise Blätter und verhältnissmässig später als bei Opuntia entstehen Anlagen von Achselknospen. Die allererste Anlage derselben habe ich nicht sicher bestimmen können; sie dürften wohl auf der Blattbasis wie bei Opuntia, aber in Berührung mit dem Stamm entspringen. Ganz sicher ist es, dass sie bald nach ihrer Anlage gleich in dem Winkel zwischen Blatt und Stamm und mit beiden in Berührung stehen. In diesem Stadium kommen auf der inneren (Stamm-)Seite der Achselknospe lange Gebilde zum Vorschein, welche mehrzellreihigen Haaren

gleichen, welche entweder mit den schon erwähnten gleichgeformten Haaren von *Opuntia subulata* identisch sind oder möglicherweise mit Borsten homolog sind. Auf der äusseren (Blatt-)Seite entstehen zwei Anlagen und zwar nach einander, welche später zu den Kletterdornen auswachsen. Später fallen die Blätter ab, wie bei Opuntia und auf analoge Weise bewegt sich das Polster nach aussen bis es wie bei Opuntia gerade auf der Stammoberfläche zu sitzen scheint.

Bei weiterem Wachsthum aber verhält sich die Achselknospe ganz verschieden von derjenigen von Opuntia. Durch schnelles Wachsthum des Stammes wird der Vegetationspunkt ausgestreckt und erzeugt in der Mitte Haare und geht in Dauergewebe über. Ein Ende des Vegetationspunktes (der zukünftige „äussere Punkt") bleibt auf oder mit der Blattbasis zurück, während das andere Ende (der zukünftige „innere Punkt") durch weiteres Wachsthum des Stammes weit von dem anderen stammscheitelwärts fortgetragen wird (Fig. 9). Dadurch kommt es, dass das Polster lang ausgestreckt ist, und stufenweise durch überwölbendes Wachsthum des umliegenden Gewebes theilweise besonders am oberen Ende eingesenkt wird und durch noch weiteres Wachsthum kommt er endlich am Boden eines ab- und auswärts gerichteten Kanales oder tiefen Grube zu liegen (Fig. 9.) Diese Grube aber ist nicht leer, sondern mit korkartigem Gewebe gefüllt, dessen Ursprung, obwohl ich es noch nicht genau untersucht habe, wohl von dem Gewebe, welches den inneren Punkt umgibt, ausgehen dürfte. Hier haben wir eine Erscheinung vor uns, welche ohne Kenntniss des Entwickelungsvorganges leicht als endogene Knospenbildung gedeutet werden könnte. Wir werden später sehen, dass eine gleiche Trennung eines Vegetationspunktes auch in anderen

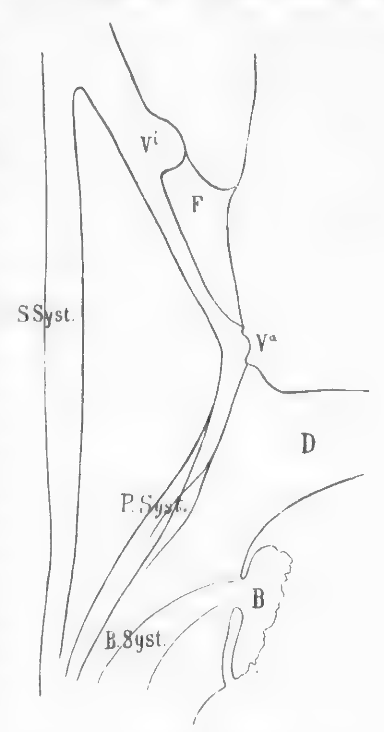


Fig. 9. Die zwei Achselvegetationspunkte von *P. aculeata*; B. Blatt; D. Dorn; F. Furche oder Kanal: Va äusserer Vegetationspunkt; Vi innerer Vegetationspunkt; andere Buchstaben wie bei Fig. 6.

Gattungen stattfindet. Wenn wir nun diese zwei Vegetationspunkte weiter verfolgen, so finden wir, dass der äussere gewöhnlich zwei Kletterdornen erzeugt und später noch andere, welche hier spiralig angelegt werden, nicht wie bei Opuntia dorsiventral. Schliesslich wächst der Punkt nach Erzeugung von zwei oder mehr Dornen zu einem Ast aus. Der innere bleibt nicht lange als Ruhepunkt, sondern wächst durch den Kanal bis zur Oberfläche, wo er als ruhende Knospe lange Zeit ausdauert (Fig. 10 V^i). Häufig geschieht es, wenn der äussere Punkt ohne weitere Dornbildung zu einem Ast auswächst, dass der letztere den inneren Vegetationspunkt emporträgt, so dass er wie eine Knospe ohne Stützblatt auf dem neuen Ast in der Nähe des Winkels sitzt.

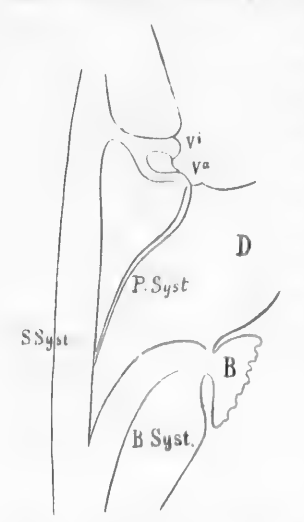


Fig. 10. Die zwei Achselvegetationspunkte von *P. aculeata*. Der innere ist zur Oberfläche gelangt. Buchstaben wie bei Fig. 9.

Wenn der junge von dem äusseren Punkt erzeugte Ast weggenommen wird, wie ich es künstlich versuchsweise gethan habe, so wächst sofort der innere Punkt auch zu einem Ast aus, was uns zeigt, dass er hier eine Art Ruheknospe wirklich darstellt. Bei anderen Arten, welche achselständige Blüthen besitzen, ist er wahrscheinlich eine Blüthenknospe, weil die Schilderungen von solchen Arten ergeben, dass die Blüthen aus den Achseln dicht oberhalb der Polster hervorkommen.

Das Verhalten der Kurztriebe ist gleich, nur mit dem Unterschied, dass durch weniger Längenwachsthum die zwei Vegetationspunkte einander nahe bleiben.

Jetzt liegt die Frage sehr nahe, kommt diese Erscheinung, d. h. die Trennung des Achselvegetationspunktes, bei anderen resp. allen holzigen Peireskien vor. Leider habe ich dies wegen Mangels an Material nicht bestimmen können, aber es dürfte wohl der Fall sein. Was ihre biologische Bedeutung ist, das kann man nur bestimmen, wenn die eigentliche Function des zweiten Punktes bekannt wird. Möglicherweise ist sie eine Einrichtung, eine zweite Reihe von Knospen als Reserve bei Verletzung der ersteren Reihe zu liefern.

Die Dornen sind von zweierlei Art: 1. dicke, rückwärtsgekrümmte Kletterdornen und 2. längere, gerade, schlanke, hakenlose Schutzdornen. Uebergangsformen zwischen Dornen und Blättern werden

nur durch kleine schwarze Schuppen auf den Basen der neuen Zweige dargestellt. Das einzige wohlentwickelte Blatt aus der Mitte des Polsters, welches häufig bemerkt und von Zuccarini abgebildet worden ist, stellt nur ein Blatt des neuen Astes dar und ist mit dem Habitus der gewöhnlichen Kurztriebe vergleichbar, weil die letzteren regelmässig im ruhenden Zustand ein wohlentwickeltes Blatt am Ende des Stammes tragen mit dem Hauptvegetationspunkt im ruhenden Zustand an seiner Basis. Goebel's Experiment, welches ich vielfach nachgemacht habe, wo in Folge des Abschneidens einer Astspitze der äussere Vegetationspunkt einen Ast hervortreibt, zeigt uns, dass gewisse Anlagen des Achselvegetationspunktes Blätter anstatt Dornen erzeugen können.

Anatomisch stehen die holzigen Peireskien anderen holzigen Pflanzen sehr nahe. Hier will ich nur bemerken, dass Schleim vorhanden ist, dass sonderbar verzweigte Sclerenchymfasern in den Blattbasen von *P. aculeata* vorhanden sind, dass die grossen Marköffnungen mit einer prachtvollen Zwischenform zwischen gewöhnlichen Markstrahlzellen und den Rundzellen der Cacteen gefüllt sind, und dass Chlorophyll in dem Gefässsystem vorhanden ist. Das Bündelsystem ist einfach und im Allgemeinen gleich dem von Opuntia und wahrscheinlich ist es das Polsterstammsystem (P.S.Syst.), welches das Polster mit dem Stammcylinder verbindet. Die mögliche Zugehörigkeit gewisser Peireskien zu den Opuntien ist schon bei Besprechung der letzteren erwähnt.

Cereus.

Bei allen Formen dieser grossen Gattung (ungefähr 200 Arten) herrscht eine eigenthümliche Gleichförmigkeit an Gestalt; fast alle sind ungegliederte, selten ästige, säulenförmige, senkrechtstehende, kriechende oder hängende Gebilde. Oberflächenvergrösserung ist gewöhnlich durch Rippen zu Stande gebracht.

Die Entwickelung des Sprosses ist durch Goebel's und Wetterwald's Schilderungen wohl bekannt. Blattbildung, Anlage der Achselknospen, Wachsthum des Blattkissens sind am Anfang ähnlich wie bei den Opuntien. Die Dornen sind immer nur dorsiventral angelegt, aber es werden keine Borsten erzeugt. Mit Ausnahme von *C. triangularis,* bei welchem auf der Stammseite der Achselknospe lange mehrzellreihige Haare entstehen, ähnlich jenen, welche schon bei Peireskia geschildert worden sind, habe ich keine Bildungen auf der Stammseite der Achselknospe von Cereus gesehen. Der Vegetations-

punkt selbst aber liegt in älterem Zustand tiefer in dem Polster eingesenkt als bei Opuntia und hat fast nie Raum für Produktionen auf der inneren Seite. So viele Dornen aber sind oftmals dorsiventral angelegt, dass man die reihenweise Anordnung derselben ohne Weiteres sehen kann.

Endlich ruht der Vegetationspunkt lange Zeit oder wächst zu einer Blüthe oder zu einem Ast aus, die scheinbar und, wie auch die meisten Autoren angeben, dicht oberhalb des Kissens entspringen.

Zwischen Linien von dichtstehenden Blattkissen und vollständigen Rippen sind alle Uebergangsformen und in gewissen Fällen, wie bei *C. Chilensis*, können wir zuweilen ein nacktes Stück der Stammoberfläche wahrnehmen in derselben Weise, wie bei Opuntia geschildert worden ist.

Die an Grösse, Gestalt und Farbe sehr verschiedenen Dornen sind mit Ausnahme der Honigdornen ohne erwähnenswerthe Eigenthümlichkeiten. Delpino hat Honigausscheidung bei zwei Arten Cereus gesehen, *C. Pernambucensis* und *C. Napoleonis*, und meint dass der Honig von der Blattbasis, und zwar auf dem Rücken derselben, ausgeschieden wird.

Ich habe diese Erscheinung nur bei *C. triangularis* gesehen, wo sie sehr früh zum Vorschein kommt und zwar wenn die Blätter noch so dicht gedrängt sind, dass sie in Berührung stehen. Wenn man nun ein Blatt, auf welchem ein grosser Honigtropfen steht, genau betrachtet, so kann man sehen, dass aus dem Polster des nächstunterliegenden Blattes zwei zarte Dornen mit verschrumpften Spitzen hervorragen. Sie sind lang genug den Honigtropfen zu erreichen und manchmal sind sie mit demselben in Berührung. Bei noch jüngeren Stadien, wo der Honig noch nicht vorhanden ist, sieht man dieselben zwei Dornen jetzt aber unverschrumpft und zart lichtbrechend. Obwohl ich die eigentliche Ausscheidung des Honigs, welche sehr schnell zu Stande kommen muss, nicht habe sehen können, kann es doch keinem Zweifel unterliegen, dass der Honig von diesen Dornen ausgeschieden wird, während sie mit dem darüberstehenden Blatt in Berührung sind. Durch rasches Wachsthum werden die Blätter von den Dornen weit entfernt. Hier drängt sich die Frage auf, ob das Vorhandensein des Honigs auf dem Blatt anstatt auf den Dornen von Vortheil ist, oder eine mehr zufällige Wachsthumserscheinung darstellt. Man kann leicht die Entwickelung dieser Dornen verfolgen und findet, dass sie zart und inhaltsreich in den Polstern liegen. Sie sind die ersten Dornen des Polsters und werden successiv angelegt

und ausgebildet. Die letztere Thatsache erklärt die oftmals vorhandene Erscheinung, dass der Honig zuerst in zwei Tropfen, der eine oben und seitwärts von dem andern, auftritt, welche später verschmelzen. In älteren Polstern kann man die verschrumpften Dornen sehen. Die Honigausscheidung habe ich bei anderen Arten auch bei sorgsamster Untersuchung nicht finden können.

Der Achselvegetationspunkt wächst manchmal zu einer Art Kurztrieb aus, wie schon bei Opuntia erwähnt worden ist. Dieser ragt kaum aus dem Polster hervor und scheint fast ein neues Stück desselben zu sein. Er ist aber radial gebaut und erzeugt wirkliche Blätter, an deren Basen dornenerzeugende Achselknospen vorhanden sind. Eine Eigenthümlichkeit dieser Kurztriebe liegt darin, dass die Blattbasen wohl etwas wachsen aber nicht zu Rippen vereinigt werden. Sie bleiben sehr dünn, so dass jedes Blatt und Achselpolster auf einem Stiel zu sitzen scheint. Diese Triebe wachsen nicht weiter, sondern sie verholzen und sie dauern aus. Man kann sich denken, dass sie das Resultat des Bestrebens des Vegetationspunktes einen Ast zu bilden sind, dass aber dieses Bestreben durch ungünstige Umstände frühzeitig unterdrückt wird. Dadurch erklärt sich ihre Schmächtigkeit, ihre Kürze und die schwache Ausbildung der Blattkissen.[1])

Anatomische Bemerkungen.

Schleim ist reichlich vorhanden und je dünner die Stämme sind, desto reichlicher ist der Schleim. Junge Sprosse und sogar zuweilen junge Dornen sind roth gefärbt, was an Stahl's Bemerkung erinnert, dass solche rothe Farbe mit Vorhandensein von Gerb-(Schutz-) Stoff verbunden ist.

Der Bündelverlauf zeigt uns verschiedene Blatt- und Sprosssysteme mit einer Zwischenbindung in der Nähe des Polsters. Von dem Blattsysteme entspringen Bündel, welche nach rückwärts zu den Zwischenstücken der Rippen verlaufen. In der Mitte zwischen den Rippenleisten und dem Stammcylinder läuft ein System zwischen den successiven Blatt- und Polstersystemen. Sehr gut ist das bei *C. Schrankii* ausgeprägt. Es wäre möglich diese Verbindung mit dem Polsterstammsystem der Opuntien in Parallele zu setzen.

---

1) Einen solchen Kurztrieb hat Wetterwald ohne Verstehen seiner Natur abgebildet. (Taf. III, Fig. 24 und Taf. V, Fig. 29.)

Pilocereus.

Diese Gattung ist wahrscheinlich nur ein Cereus mit grösseren Polstern. Die Haare des Haarschopfes bei *P. Houlletianus* scheinen wirkliche Haare von vielen Zellreihen zu sein, während dieselben *P. senilis* Dornen sind.

Cephalocereus.

Diese Gattung scheint in ihrer Morphologie Cereus zu gleichen mit Ausnahme der Cephaliumbildung, welche von Goebel geschildert worden ist. Die theilweise Sonderung von Blatt und Spross und grössere Entwickelung des Blattes, wenn sie wohl geschützt in dem Cephalium sind, zeigt uns, wie abhängig das Vorkommen der Blattkissen von Trockenheit ist.

Echinocereus.

Das morphologische Verhalten dieser Gattung ist dem der Cereusarten gleich. Bei den kriechenden Formen findet man das obenerwähnte „Stammstück" zwischen den Polstern gut ausgeprägt und eine ausgesprochene Tendenz, Blatt und Achselknospe zusammen durch basales Wachsthum emporzuheben, so dass das Polster auf der Spitze eines walzenförmigen Höckers steht; das sogenannte Blatt an den Fruchtknoten, welches in der Nähe seiner Spitze sein Polster trägt, ist nichts anderes als ein solcher Höcker. Auf der Spitze des obenerwähnten Höckers ist der Raum so gering, dass das Polster sehr beschränkt und der Vegetationspunkt tief eingesenkt ist. Bei einigen Arten, wie z. B. *E. Blanckii,* muss die Blüthe rep. Ast das umliegende Gewebe durchbrechen. Wenn man einen solchen durchbrechenden Spross betrachtet, sieht man, dass die erstgebildeten Dornen vielfach gekrümmt sind.

E. caespitosus, Vertreter der säulenförmigen Formen, hat die Weichdornen besonders gut ausgeprägt mit charakteristischer Epidermistüpfelbildung und weisser Farbe.

Phyllocactus.

Diese Gattung unterscheidet sich in morphologischer Hinsicht nicht von Cereus, und dasselbe gilt auch, wie Goebel gezeigt hat, für andere Charaktere. Deswegen hat Goebel vorgeschlagen, Cereus und Phyllocactus zu vereinigen. Allein es wäre besser für bequemere Betrachtung der Familie sie getrennt zu halten. Was Zuccarini in den dreissiger Jahren sagte, ist noch heute wahr, — „die Genera

(d. h. der Cacteen) seien nur künstliche, in der Natur auf keine Weise begründete Abtheilungen, die man indessen der bequemeren Uebersicht wegen vorläufig bestehen lassen muss“, und wie Schumann behauptet, zwingen dieselben Principien, welche Phyllocactus und Cereus vereinigen würden, alle Cacteen in drei Gattungen zu setzen. Eine solche Eintheilung wäre viel unbequemer als die gegenwärtige und doch noch nicht natürlich.

Die Flachsprossformen zeigen die Anwendung der Blätter als Schutzschuppen für die Polster, welche deswegen wenige Haare zu erzeugen brauchen. Eine blattähnliche Entwickelung des Rückens des Blattkissens, wie bei *P. crenatus*, eine Einrichtung, welche bei Rhipsalisarten besonders häufig vorkommt, ist bei gewissen Flachsprossformen gut ausgeprägt. Die geringe Anzahl oder das gänzliche Fehlen der Dornen ist mit ihrer Lebensweise als Waldbewohner oder Epiphyten verbunden. Schleim ist reichlich vorhanden. Das Bündelsystem ist sehr ähnlich dem der Cereusarten.

Epiphyllum.

Diese Gattung ist nur ein Cereus oder besser ein Phyllocactus, welcher zuweilen gegliedert ist. Man findet Glieder mit drei oder vier Rippen. Die unteren Polster jedes Gliedes sind gewöhnlich steril, die zwei oberen aber wachsen so stark, dass das obere Ende des Gliedes eine viereckige Gestalt besitzt. Aus den Achseln kommen neue Sprosse hervor, so dass jedes Glied gewöhnlich drei Sprosse, einen terminal und zwei lateral, austreibt. In gewissen Fällen, wie z. B. häufig bei *E. Russellianum* kommen mehrere, bis zu sieben hervor. Trotz sorgsamster Untersuchung habe ich die Spuren anderer Blätter oberhalb der zwei grossen Polster nicht finden können, so dass es scheint als ob wir es hier zu thun haben mit einer Trennung des Achselvegetationspunktes auf ungefähr dieselbe Weise wie bei Rhipsalisarten. Die Sache verdient noch genauer untersucht zu werden. Wenn keine Trennung des Achselvegetationspunktes stattfindet, dann muss eine Verzweigung des Hauptpunktes eintreten.

Echinopsis.

Diese Gattung stellt nur kugelige oder kurz säulenförmige Cereen dar und stimmt in ihrer Morphologie vollständig mit jener Gattung überein.

Bei einigen Arten, z. B. *E. Eyriesii,* kann man schöne Uebergangsformen zwischen Dornen und Blättern auf der Basis der jugend-

lichen Sprosse finden. Dieselben sind noch zahlreicher als bei Opuntia und noch leichter zu finden.

Das Bündelsystem zeigt das eigenthümliche Marksystem, von welchem De Bary (vergl. Anat. S. 322) gesprochen hat. Das Collenchym ist wie in den meisten kugeligen gerippten Formen besonders stark ausgebildet.

Rhipsalis.

Alle die ungefähr 30 Arten dieser Gattung sind Epiphyten, obwohl man sagt, dass einige derselben auf trockenen Felsen gedeihen können. Ihre Anatomie ist von Vöchting und ihre Formverhältnisse, Verwandtschaften u. s. w. von Goebel untersucht worden.

Ich habe die Entwickelung einer cylindrischen Form *R. pulvinigera* studirt. Die Blätter sind in Basis und Spreite getheilt; die letztere dauert wie eine Schuppe zum Schutz des Polsters aus und die Basis ist durch langes Stammwachsthum sehr beträchtlich in die Länge ausgezogen. Das allererste Vortreten der Achselknospe habe ich nicht gesehen. Sie kommt aber verhältnissmässig später als bei Opuntia, Cereus u. s. w. zum Vorschein. Kurz nach ihrer Entstehung liegt sie im Winkel zwischen Blatt und Stamm mit beiden in Berührung. Durch weiteres Wachsthum wird der Vegetationpunkt ausgestreckt, erzeugt in seiner Mitte Haare und geht dort in Dauergewebe über. Dadurch entstehen aus dem einen Vegetationspunkt durch eine Trennung zwei. Der innere wird durch weitere Verlängerung des Stammes von dem äusseren etwas entfernt. Bei dem letzteren findet später eine nochmalige Trennung statt, so dass wir drei und wahrscheinlich in anderen Fällen noch mehrere Vegetationspunkte in der Achsel jedes Blattes finden (Fig. 11). Durch Wachsthumsprocesse, welche vergleichbar mit den schon bei Opuntia geschilderten sind, wird der äussere Punkt auch auf den Stamm verschoben. Es ist klar, dass wir es hier mit derselben Erscheinung zu thun haben, wie sie schon bei Peireskia geschildert worden ist, nur mit dem Unterschied, dass mehrere und dicht bei einander liegende Punkte hier aufeinander folgen.

Fig. 11.
Die drei Achselvegetationspunkte bei *R. pulvinigera*; V^a äusserer Vegetationspunkt; V^i zwei innere Vegetationspunkte; andere Buchstaben wie bei Fig. 6.

Gleichzeitig wächst der Stamm in die Dicke, und weil die Vegetationspunkte ungefähr auf derselben Stelle bleiben, so kommt es, dass dieselben endlich in der Tiefe eines Kanales sitzen, dessen Höhlung durch Wachsthum eines aus den haartragenden Zellen entstehenden Gewebes gefüllt wird. Später ruhen entweder die Vegetationspunkte oder sie wachsen zu Blüthen oder Aesten aus.

Die Schilderung und Erklärung dieser Vorgänge sind von Vöchting ganz anders gegeben. Er hielt das Blatt für mit dem Stamm durchaus seiner Länge nach verwachsen und die zwei inneren Vegetationspunkte für endogene auf dem Cambium des Bündelsystemes der Achselknospe entstehende Gebilde. Die vorherstehenden Beobachtungen zeigen die Unrichtigkeit dieser Meinung und hätte Vöchting die Homologien von Rhipsalis z. B. mit Opuntia studirt, so würde er den ersten Irrthum nicht gemacht, und hätte er die Entwickelung der Vegetationspunkte genau verfolgen können, was freilich an seinem Material nicht wohl möglich war, so würde er den zweiten Irrthum vermieden haben. Nur das Vorhandensein eines Blattkissens, nicht das eines mit dem Stamm verwachsenen Blattes, macht die Wanderung der Achselknospe auf den Stamm erklärlich, und die Thatsache allein, dass die inneren Vegetationspunkte von vornherein oberflächlich in der Vertiefung liegen, zeigt uns, dass sie nicht aus dem Cambium des Polstersystems abstammen können.

Das Vorkommen von Honigausscheidung bei Rhipsalis ist von Irmisch, Delpino und Goebel erwähnt worden und die Schilderungen der beiden erstgenannten Autoren zeigen, dass der Honig von sehr schlanken Dornen ausgeschieden wird, — eine Uebereinstimmung mit Opuntia und Rhipsalis, welche zu erwarten ist.

Die Untersuchungen von Vöchting lassen nicht viel über die Anatomie der Rhipsalideen zu sagen übrig und ich werde hier nur einige allgemeine Bemerkungen machen.

Schleim ist gewöhnlich oftmals in einer ungeheueren Menge vorhanden. Was seine biologische Bedeutung betrifft, so liegen zwei Möglichkeiten vor. Er kann entweder ein Schutzmittel gegen Gefressenwerden durch Thiere sein, wie Stahl meint, oder eine Einrichtung um Wasser festzuhalten. Ohne auf Einzelheiten näher einzugehen genügt es zu sagen, dass Grund zu sein scheint, den Schleim für eine hauptsächlich wasserspeichernde Einrichtung zu halten. Es liegt die Frage nahe, warum haben diese Epiphyten solchen Schleim- und Cuticularschutz gegen Transpiration, welche letztere oftmals hier besser entwickelt sind als bei vielen wüstenbewohnenden Cacteen. Die Ant-

wort dürfte kurz die sein, dass diese Arten als Schattenpflanzen eine weit grössere Oberfläche dem Licht darbieten müssen als die in Wüsten d. h. an sonnigen Standorten lebenden Formen. Sie müssen aber Perioden der Trockenheit durchmachen, haben keine wasserspeichernden Wurzeln und bedürfen deshalb eines Schutzmittels. Da nun das beste Schutzmittel, d. h. die Oberflächeverminderung, bei ihnen nicht vorhanden sein kann, so treten an dessen Stelle die Schleim- und die Cuticulabildung auf.

Spross- und Blattsysteme sind verschieden und die grosse Entfernung zwischen den Insertionen derselben in dem Holzcylinder scheint zum Theil Resultat der späteren Anlegung der Achselknospe und zum Theil Resultat des internodialen Wachsthums zu sein.

Echinocactus.

Die über 150 Arten dieser grossen Gattung sind alle nahezu kugelig, mit allen Abstufungen von distincten mamillariaähnlichen Blattkissen durch Mamillenreihen bis zu vollständigen scharfkantigen Rippen. Die Entwickelung des Vegetationspunktes stimmt mit derjenigen anderer Cacteen überein. In der weiteren Entwickelung des Polsters aber treffen wir einen Unterschied zwischen den meisten gerippten Formen und den, welche mehr oder weniger ausgesprochene Blattkissen besitzen. Die ersteren zeigen kurze, ovale Polster, aus welchen Blüthen und Aeste dicht oberhalb der Dornen ganz wie bei Cereus hervorragen, und also ebenso wie dort, besonders bei jungen Exemplaren, wie z. B. *E. Wislizeni,* auf einem walzenförmigen Höcker sitzen. Bei den Formen mit distincten Mamillen aber wird das Polster durch Wachsthum des Blattkissens ausgezogen, so dass endlich das dornerzeugende Ende des Polsters an der Spitze des Blattkissens steht. Das blüthen- oder asterzeugende Ende des Polsters aber steht in der Achsel des Blattkissens und die zwei sind durch eine mit Haaren erfüllte Grube oder Furche getrennt. Diese Erscheinung, wie ich aus den Abbildungen der Autoren ersehe, ist am besten bei *E. brevihamatus* und *E. Scheerii* ausgeprägt und auch gut bei *E. Bolansis,* bei welcher ich sie studirt habe. Hier kann man sehen, dass die Dornanlagen von dem Achselvegetationspunkt dorsiventral angelegt sind und alsbald durch Blattkissenwachsthum fortgerückt werden. Dann folgt ein kleines Stück ohne Dornanlagen und schliesslich der Punkt selbst, welcher zur Blüte oder zum Ast auswächst. Dies scheint der Fall zu sein, wo neue Dornen, nachdem die erstgeformten sich entwickelt haben, nicht erzeugt werden. Bei anderen Fällen

sehen wir neue Dornen zum Vorschein kommen, nachdem das Dornende des Polsters von dem Vegetationspunkt entfernt ist, was uns zeigt, dass der Punkt selbst gespalten ist, so dass ein Stück mit den Dornen von dem anderen entfernt zu liegen kommt. Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass alle Abstufungen vorhanden sind zwischen der einfachen Erzeugung der Dornen von einem Vegetationspunkt, dann durch eine Abtrennung eines Theiles, welcher schon zum Theil in Dornanlagen übergegangen ist, bis zu einer Abtrennung eines Theiles, welcher neue Anlagen erzeugen kann. Bei dieser Gattung haben wir also die Uebergänge zwischen dem Cereustypus und dem der bald zu erwähnenden Mamillariaarten.

Die Dornen sind mächtig entwickelt und verschiedenartig geformt und sind entweder Schutz- oder Weichdornen. Nectariendornen sind bei dieser Gattung nicht bekannt. Die Schutzdornen besitzen häufig rückwärts gebogene Spitzen. Die einzige Idee, die ich mir über ihre biologische Bedeutung machen kann, ist, dass sie das Maul eines Thieres, welches die Pflanze zu fressen versucht, nicht nur stechen, sondern auch zerreissen und daher besser ihre Gefährlichkeit dem Gedächtniss des Thieres nachdrücklich einprägen.

Eine bei dieser Gattung weit verbreitete Erscheinung ist die Querbänderung der Dornen, welche dadurch entsteht, dass hellere und leistenförmig hervorragende Stücke mit dunkleren und eingesenkten alterniren. Wenn man diese Erscheinung genau und mit Hilfe von Schnitten untersucht, so findet man, dass die dunkleren Bänder dadurch verursacht sind, dass die Zellhöhlungen Luftblasen enthalten, welche bei den helleren Bändern fast vollständig fehlen. Wie entsteht nun diese Erscheinung? Man findet, dass die Länge der Faserzellen der Dornen im Allgemeinen mit der Entfernung zwischen den Bändern übereinstimmt und es liegt die Vermuthung nahe, dass die Fasern etagenweise angeordnet sind, so dass ihre untereinandergreifenden Ende, in denen das Lumen sehr stark verengt ist, die klaren Bänder machen, während ihre mittleren weiteren Theile die dunkleren Stellen bilden. Ob nun diese Vermuthung zutrifft oder nicht, jedenfalls handelt es sich hier um eine Wachsthumserscheinung, denn an allen Dornen, welche senkrecht zu der Polsteroberfläche wachsen, sind die Bänder rings um die Dornen ausgebildet, und wo die letzteren gebogen sind, kommt die Ringbildung nur auf der oberen Seite vor und verschwindet auf dem Längsschnitt ungefähr in der Mitte des Dornes, und sie scheint hier mit der Biegung der Dornen in Zusammenhang zu stehen. Die Bänder sind zu zahlreich um die

Annahme zuzulassen, dass die Aufeinanderfolge nasser und trockener Perioden der Grund für ihre Entstehung gewesen sei.

Ziemlich häufig ist das Vorkommen eines Auswachsens des Blattkissens unterhalb des Blattes. Ganz dieselbe Erscheinung haben wir schon bei Phyllocactus, Epiphyllum und Rhipsalis erwähnt. Sie ist bei *E. reductus* am besten ausgeprägt, wo diese Bildung fast wie eine ausdauernde verdickte Blattspreite erscheint. Bei *E. mamillosus* und einigen anderen ist diese Bildung ein gerundeter Höcker, zwischen welchen die Polstern eingesenkt sind.

Das oben vielfach besprochene freie „Stammstück" der Stammoberfläche ist bei einigen Arten, wie z. B. *E. Rinconensis* und *E. lancifer,* vorhanden. Bei der letzteren Art dürften gewisse kurze Rippenstücke, welche keine Polster tragen, wohl solche Stücke darstellen.

Schleim habe ich nicht gefunden. Das Hypoderm aber, häufig mit einem Krystallpanzer, ähnlich dem schon bei Opuntia geschilderten, ist mächtiger als in irgend einer anderen Gattung. Auf der Stammoberfläche bei *E. ornatus* stehen Gruppen von Haaren, deren Wände getüpfelt, zart und sehr zierlich maschenartig gezeichnet sind. Ihre Bedeutung dürfte wohl dieselbe wie die der Epidermis der Weichdornen bei Echinocereus u. s. w. sein. Das Bündelsystem ist gleich dem der schon erwähnten Echinopsisarten, d. h. Spross- und Blattsysteme sind getrennt.

Bemerkungen über einzelne Arten.

Die Art, welche manchmal *Anhalonium Williamsii* genannt worden ist, trotz ihrem unbeschuppten Fruchtknoten, gehört ohne Zweifel in diese Gattung, wohin Engelmann und später Schumann sie gestellt hat. Die Polster, welche kleine Dornen enthalten, besitzen einen ungetrennten Vegetationspunkt und stellen das ganze Polster dar, nicht wie Engelmann meinte, nur seinen inneren spross- und blüthenerzeugenden Theil. Die Keimpflanzen sind ganz echinocactusartig, gar nicht anhaloniumähnlich, was auch vollständig für die innere Anatomie gilt. Wenn man sich ein erwachsenes Exemplar von *A. Williamsii* oder noch besser *A. Jourdanianum* mit Dornen aus den Polstern hervorragend denkt, so hat man einen Echinocactus des Typus der jungen *E. horizontalonius* vor sich.

A. Williamsii sieht wie ganz ohne Schutzmittel aus, und wir müssen fragen, wie ist es geschützt? Bei einer Varietät dieser Art will Lewin ein höchst giftiges Alkaloid gefunden haben. Aber bei einer von Goebel erwähnten Nachuntersuchung wurde dasselbe nicht

wieder gefunden. Wenn diese Art wirklich giftig wäre (doch ist der Beweis nicht vorhanden), so könnte die Bedeutung des Giftes als Schutzmittel nicht mehr als eine nebensächliche sein.

Astrophytum.

Die einzige Art dieser Gattung, *A. myriostigma* ist wirklich nur ein Echinocactus, sehr nahe mit *E. ornatus* verwandt. Es hat kleine, dem blossen Auge unsichtbare Dornen in den Polstern und die Haare auf der Oberfläche gleichen den schon geschilderten von *E. ornatus.*

Malacocarpus.

Diese Gattung ist auch sehr nahe mit Echinocactus verwandt. Das freie „Stammstück" dürfte hier wohl eine wichtige Rolle bei der Rippenbildung spielen.

Melocactus.

Diese Gattung stellt einen Echinocactus mit einem Cephalium dar. Er zeigt keine Trennung des Achselvegetationspunktes und Goebel hat gezeigt, dass das Blatt in dem Cephalium besser entwickelt ist, als auf den Rippen, was also mit derselben Erscheinung bei Cephalocereus übereinstimmt.

Der Bündelverlauf zeigt bei *M. violaceus,* welchen ich untersucht habe, ein ausgeprägtes Markbündelsystem. Blatt- und Polstersysteme haben verchiedenen Ursprung, vereinigen sich aber bald und trennen sich wieder, was uns einen Uebergang zwischen getrennten und vereinigten Polster- und Blattsystemen zeigt.

Leuchtenbergia.

Die einzige Art *(L. principis)* dieser Gattung besitzt eine mamillariaähnliche Form mit lang ausgezogenen Mamillen, welche die durch etwas nassen Standort veranlasste oberflächliche Vergrösserung liefern.

Man hielt sie früher gewöhnlich für nahe verwandt mit Mamillaria. Schumann, welcher die Angaben von Labouret, Engelmann und Goebel, dass die Blüthen an der Spitze der Mamillen stehen, übersah, hat früher die Pflanze zu den Mamillarien gestellt. Nachdem er neuerdings aber die Angabe der genannten Autoren bestätigt fand, hat er die Leuchtenbergia mit Recht zu den Echinocacteen gestellt.

An dem Material, welches von Herrn Professor Goebel gütigst zu Verfügung gestellt wurde, habe ich die bisher nicht bekannte Entwickelung verfolgen können. Die Blätter entstehen wie Höcker, auf deren Basen gleich die Achselknospen angelegt werden. Zunächst rücken durch gewöhnliches basales Wachsthum Blatt und Achselknospe von dem Stamm fort und werden durch die stielartigen Blattkissen emporgehoben. Der ganze Punkt rückt mit der Mamillenspitze fort, so dass keine Spur eines Mamillaachselpunktes übrig bleibt. Die dünnen Dornen werden dorsiventral erzeugt mit concaven Basen und endlich geht der Punkt in eine Blüthe, nie normal in einen Spross über. Man sagt, dass abgeschnittene Mamillen dieser Art manchmal gedeihen und Sprosse statt Blüthen von dem Vegetationspunkt erzeugen. Herr Mathson von Buckau, der diese Pflanzen in Mexico beobachtet hat, sagt in einem mir von Herrn Professor Goebel mitgetheilten Brief: „Der Stamm wird nie über 15 cm hoch und treibt aus den unteren Theilen kleine Sprösslinge hervor". Weil keine Spur einer ruhenden Achselknospe vorhanden ist, so müssen die Sprösslinge aus adventiven Knospen entstehen. Wären Achselknospen vorhanden, so müsste diese Pflanze zu den Mamillarien, nicht zu den Echinocacteen gestellt werden. Es ist klar, dass wir es hier nicht mit einem mamillariaähnlichen Verhalten des Achselvegetationspunktes zu thun haben, sondern mit einem reinen Echinocactusprocess, und zwar mit jenen Fällen vergleichbar, wo das Polster auf dem Gipfel eines walzenförmigen Höckers zu stehen kommt.

Die Dornen der Keimpflanzen, welche ich an einer mir durch die Güte des Herrn Professor Graf Solms zur Verfügung gestellten Keimpflanze untersuchen konnte, sind wie bei anderen Echinocacteen- und Mamillariakeimpflanzen cylindrisch und behaart. Später aber sind sie flach, trocken und papierartig. Gleiche dünne zum Schutz ungeeignete Dornen sind bei Arten von Echinocactus und Opuntia gefunden. Anatomisch bietet die Art viel Interesse. Polster- und Blattsysteme sind verschieden. In den Mamillen kann man zweierlei Art Bündelstränge deutlich erkennen: 1. einen Ring von einfachen Strängen, welcher zum Polster läuft; gewöhnlich sind auch in dem dadurch abgegrenzten Mark noch zwei Bündel vorhanden; 2. ein Rindensystem, dessen Bündel mit grossen Spiraltracheiden umhüllt sind und in grossen Massen derselben in der Nähe der Spitze endigen. Diese grossen Tracheiden sind bei anderen Gattungen der Cacteen vorhanden und ebenso auch bei succulenten Pflanzen von anderen Familien. Sie stellen einen verbreiteten, xerophilen Charakter dar,

deren biologische Bedeutung, wenn sie nicht wasserspeichernde Organe sind, bis jetzt unbekannt ist. Die Tracheiden des Holzcylinders sind besonders prachtvoll. Auswärts von den Stammbündeln sieht man membranähnliche Scheiden von zusammengedrückten Phloemzellen.

Mamillaria.

Diese, die grösste (über 200 Arten) und am meisten typische Gattung der Familie, enthält nur kugelige oder selten kurz säulenförmige Formen, bei denen die Variation der Oberflächlichenausbildung durch die Mamillen bedingt ist.

Ein besonderes morphologisches Merkmal der Gattung ist das Vorhandensein von zwei Vegetationspunkten bei jedem Blattkissen der erwachsenen Pflanze, der eine liegt an der Spitze des Blattkissens und trägt gewöhnlich nur Dornen, der andere, manchmal mit dem ersten durch eine Furche verbunden, in der Achsel und trägt Blüthen resp. Aeste. Um nun diese zwei mit dem einen anderer Gattungen in Homologie zu setzen, haben Zuccarini, Wetterwald und Schuhmann den äusseren Vegetationspunkt für mit dem einzigen der übrigen Gattungen morphologisch gleichbedeutend erklärt, den inneren aber für eine Neubildung gehalten. Goebel aber meint, dass die beiden von einem einzigen durch eine solche Spaltung, wie schon bei Echinocactus geschildert worden ist, zu Stande gekommen sind.

Die Entwickelung des Vegetationspunktes ist von Kauffmann, Goebel und Wetterwald untersucht worden. Die Blätter sind äusserst klein und gleich nach ihrer Entstehung werden die Achselknospen auf ihren Basen angelegt. Die beiden wachsen zusammen zu dem Blattkissen aus.

Auf der äusseren Seite des Achselvegetationspunktes werden nach einander zwei Anlagen, die eine rechts, die andere links, erzeugt, welche zu Dornen auswachsen, und später entstehen noch weitere und zwar immer dorsiventral. Während sie noch im Entwickelungsstadium stehen, werden sie durch Wachsthum des Kissens von dem erzeugenden Vegetationspunkt entfernt.

Betrachten wir jetzt den Achselvegetationspunkt selbst, so sehen wir, dass sein Verhalten verschieden sein kann. Bei den mit einer Furche versehenen Arten, wie *M. macromeris, M. pycnacantha, M. calcarata, M. conimamma,* welche ich alle untersucht habe, wird der Vegetationspunkt und deswegen das Polster, nachdem einige Dornanlagen aufgetreten sind, durch Wachsthum des Kissens auf die schon bei *Echinocactus* geschilderte Weise in die Länge gezogen, so dass

zwei durch Dauergewebe getrennte Punkte entstehen. Ueber dieses Dauergewebeareal schliessen sich die Ringwälle des Polsters allmählich zusammen, bis sie in Berührung kommen. Dann dauern sie entweder so aus und verursachen die Erscheinung einer Furche, oder sie verschmelzen mit einander vollständig, wie bei gewissen Mamillen von *M. macrothele.* Daher haben wir zwei weit getrennte Vegetationspunkte, welche durch eine Zerspaltung von einem entstanden sind, den einen an der Mamillenspitze, welcher Dornen erzeugt, den anderen achselständig, welcher Blüthen bildet.

Das Verhalten des Vegetationspunktes der furchenlosen Mamillarien ist anders. Ich habe *M. multiceps* und *M. decipiens* am genauesten untersucht. Der Vegetationspunkt wird sehr bald nach seiner Anlage, und zwar gleich nach dem allerersten Auftreten der zwei Dornanlagen und bevor ein Ringwall des Polsters geformt ist, in die Länge gezogen. Ein Zwischenstück in seiner Mitte geht in Dauergewebe über und bildet die innere Grenze und den inneren Ringwall des alsbald dornerzeugenden äusseren Punktes, so dass keine Furche hier zu sehen ist. Der innere Punkt, welcher in der Achsel zurückbleibt, erzeugt später eine Blüthe oder einen Ast. Die Spaltung des Vegetationspunktes bei den Formen mit Furchen ist leicht zu sehen und zu verfolgen, weil sie verhältnissmässig spät stattfindet, wenn das Gewebe schon weiter differenzirt ist. Bei den furchenlosen Formen aber findet die Spaltung so früh statt, dass alles Gewebe noch meristematisch ist, so dass es schwer zu unterscheiden wird, was Vegetationspunkt und was nur jugendliches Dauergewebe ist. Dass aber ein Stück Vegetationspunkt wirklich in der Achsel der Mamilla zurückbleibt, lässt sich leicht nachweisen. Man kann nämlich mit Hilfe von Färbemethoden von den frühesten Stadien an bis zu dem Zeitpunkt, wo schon alles umliegende Gewebe in Dauerzustand übergegangen ist, ein Stück meristematisches Gewebe in der Achsel immer erkennen. In späteren Stadien bildet dieses Gewebe einen bestimmt geformten Punkt, welcher unmittelbar in der Achsel oder deutlich auf der Mamilla liegt.

Der Unterschied zwischen den zwei Spaltungsmethoden ist also kurz der folgende: dass bei den furchenlosen Formen die Spaltung des Vegetationspunktes viel früher stattfindet, man kann sagen, so früh als überhaupt möglich, und schneller und vollständiger sich vollzieht als bei den Formen mit Furchen.

Normale Uebergangsformen zwischen diesen beiden Methoden habe ich in der Sammlung des Münchener botanischen Gartens nicht

finden können[1]), obgleich sie wohl in der Natur vorkommen dürften. Eine Rückschlagsform aber habe ich gesehen. Bei einer typisch-furchenlosen Art, welche in der Sammlung des Münchener botanischen Gartens als *M. magnimamma* bezeichnet ist, finden sich gewisse Mamillen, welche infolge von Raummangel etwas abnormal sind. Dass sie wirkliche Rückschläge sind, ist dadurch nachgewiesen, dass die gewöhnlich unsichtbaren Blätter wahrnehmbar und bis fast 1 mm lang sind. Gewisse Mamillen zeigen kurze Furchen, welche wenigstens in einem Falle eine deutliche, lange, mit Haaren versehene Furche ist.

Die Spaltung des Achselvegetationspunktes findet bei den Keimpflanzen nicht statt. Er wird mit seinen Dornen auf das Blattkissen erhoben und keine Spur einer Achselknospe ist vorhanden. Bei den Formen mit Furchen, wie *M. calcarata* und *M. elephantidens* tritt die erste Spur der Trennung des Vegetationspunktes erst auf, wenn schon die Pflanzen 2 oder 3 cm hoch sind. Man kann dann sehen, dass auf einer neuen Mamilla das Polster etwas ausgestreckt wird; auf einer noch jüngeren noch weiter ausgestreckt, bis es endlich von der Achsel bis zur Spitze reicht und sich zu einer Furche verengt. Diese Erscheinung zeigt uns, dass die Spaltung des Vegetationspunktes auf frühere Entwickelungsstadien der Mamilla zurück verlegt wird, bis sie endlich in einer sehr frühen Entwickelungsperiode der Mamilla vor sich geht. Das Extrem finden wir bei den furchenlosen Mamillarien, wo die Zerspaltung schon beim allerersten Auftreten der Mamilla sich vollzieht. Die erste Spaltung bei den jungen Pflanzen der furchenlosen Formen habe ich nicht gesehen, weil mein Material entweder zu jung oder zu alt war. In gewissen Mamillen auf jungen Sprossen aber, wie z. B. bei *M. multiceps*, steht der innere Punkt auf der Mamilla selbst und zwar bedeutend von der Achsel entfernt. Ich glaube wohl, dass bei diesen Formen eine ganz analoge Spaltung bei den jungen Pflanzen stattfinden dürfte, und dass auf gewissen Mamillen der innere Punkt zuerst auf der Mamilla selbst steht, bei jüngeren aber tiefer, bis bei noch jüngeren er in der Achsel vorkommt. Der Uebergang könnte wohl auch ein unvermittelter sein, indem also eine Mamilla mit vollständiger Spaltung eine solche mit ungespaltenem Vegetationspunkt verfolgte.

In den Beschreibungen gewisser Mamillariae ist angegeben, dass auf der Spitze der Mamillen neue Sprosse entstehen. Diese Er-

1) *M. macrothele* ist nur eine Form mit Furchen, bei welcher die Furche durch nicht selten Verwachsen der Ränder verschwunden ist.

scheinung wird dadurch hervorgerufen, dass der äussere Punkt nach Erzeugung der Dornen zu einem Ast auswächst, wie z. B. bei *M. elephantidens* und nach Engelmann auch *M. calcarata*. Es dürfte wohl der Fall sein, dass die Erscheinung bei einigen Arten dadurch verursacht werden kann, dass junge Sprosse von einem inneren Vegetationspunkt, während er auf oder nahe der Spitze einer jungen Mamilla steht, erzeugt werden.

Wenn man sorgsam die jungen Mamillen bei gewissen Arten, z. B. *M. multiceps* und *M. decipiens*, wegreisst, so kann man sehen, dass eine mehr oder weniger entwickelte Leiste von dem Achselposter stammscheitelwärts zwischen den nächst oben liegenden Mamillen zu der nächst höheren derselben Orthostiche läuft. Diese Leiste entspricht der Rippe der gerippten Formen und hier stellt sie, morphologisch betrachtet, ein Stück der Stammoberfläche dar. An dem Rücken der Mamillen gewisser Arten, wie z. B. *M. gummifera*, kann man eine resp. zwei Querfurchungen sehen. Diese sind mit der Quertheilung des Blattkissens, wie schon bei Opuntia erwähnt wurde, homolog und stellen nur eine Wachsthumserscheinung dar.

Die Produkte des Polsters sind Haare, Dornen, Nectarien, Aeste und Blüthen.

Mehrzellreihige Haare sind ziemlich häufig und gleichen denen, welche schon bei Peiriskia u. a. geschildert worden sind.

Die Dornen scheinen immer dorsiventral angelegt zu werden und die Behauptung der Beschreibungen, dass bei gewissen Arten ein Centraldorn das Wachsthum schliesst, ist höchst unwahrscheinlich. Die dorsiventrale Anordnung der Dornen an der Mamillaspitze wie auch der Dornen anderer Gattungen macht es unmöglich, sie für umgewandelte Knospenschuppen zu halten; dagegen könnte man die spiral angeordneten Dornen, welche bei vielen Arten von dem inneren Punkt unterhalb der Blüthe oder des Astes erzeugt sind, für solche halten.

Die Dornen sind entweder Schutz- oder Weich- oder Nectariendornen. Die Morphologie und Biologie der Schutzdornen ist dieselbe wie bei Opuntia. Wenige Arten aber zeigen Dornen, deren Spitzen rückwärts gebogen sind. Bei *M. glochidiata* sind sie einzeln und central und zeigen Epidermishaken, welche nicht, wie bei Opuntia, rückwärts, sondern scheitelwärts gerichtet sind.

Die Weichdornen zeigen zwei Formen, eine, wie z. B. *M. gracilis*, wo die Epidermis mit den schon bei Opuntia und Echinocereus geschilderten Tüpfeln versehen ist, die andere wo sie mit langen Haaren besetzt sind. Diese Haare sind verschiedenartig ausgebildet. Sie

sind bei den Keimpflanzen fast aller Gattungen, wo sie wahrscheinlich zur Transpirationsverminderung dienen, vorhanden. An den später auftretenden Dornen finden sie sich gewöhnlich nicht, in vereinzelten Fällen aber treten sie auch dort auf. Sie erreichen ihre grösste Entwickelung bei *M. Bocasana*, wo die Dornen wie Federn aussehen und ein sehr wirksames Schutzmittel gegen Transpiration bilden müssen. Diese Haare sind mit den Haken der Opuntiadornen morphologisch identisch. Wahrscheinlich sind sie gewöhnlich wie bei Keimpflanzen und *M. Bocasana* als Schutzmittel gegen Transpiration anzusehen, was indess für die getüpfelten Weichdornen nicht gelten kann.

Das Vorhandensein von Honigdrüsen bei Mamillarien ist lange Zeit bekannt [1]) und wird zu systematischer Charakterisierung mit verwendet. Ihre Morphologie ist aber bis jetzt unbekannt. Ich habe sie bei *M. macrothele* untersucht. Hier kann man mit Hilfe von Schnitten sehr leicht sehen, dass die Dornen kreiselförmige Gebilde sind, dass sie unverholzt und inhaltsreich sind und dass sie mit einer zarten, leicht ablösbaren Cuticula überzogen sind. Sie stehen dicht bei dem Achselvegetationspunkt und ihr starker Gefässbündelstrang schliesst sich am Bündelcylinder des Achselvegetationspunktes (Fig. 12). Ohne weitere Untersuchung ist es klar, dass die Drüsen von dem Achselvegetationspunkt erzeugt werden und die Entwickelungsgeschichte lehrt, dass sie umgewandelte Dornen sind und ebenso sind auch die Drüsen, welche am äusseren Ende der Furche dicht innerhalb der Dornen stehen, umgewandelte Dornen. Sie stimmen sowohl anatomisch als auch morphologisch, nur mit dem Unterschied, dass sie dicker und typischer, drüsenähnlicher sind, mit den schon für die Cylinderopuntiae geschilderten Drüsen überein. Man sagt, dass einige Arten zwei oder drei Drüsen in einer Achsel besitzen. Was über die biologische Bedeutung der Nectarien schon bei Opuntia gesagt wurde, gilt auch für Mamillaria.

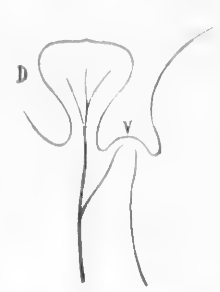


Fig. 12. Honigdrüse von *M. macrothele*. D. Drüse; V. Achselvegetationspunkt.

Die Keimpflanzen von Mamillarien und die von Echinocactus sind so ähnlich, dass man sie leicht verwechseln kann. Bei den beiden Gattungen sind die Keimblätter vorhanden aber äusserst klein.

---

1) Von Forster und Rumpler werden 13 hierhergehörende Arten aufgezählt.

Schumann behauptet (III.), dass die Keimblätter bei Mamillaria fehlen. Sie sind aber vorhanden und sind bei Goebel u. a. abgebildet. Es gilt im Allgemeinen für die Cacteen die Regel, dass die Keimblätter sich bezüglich der Oberflächeausbildung ebenso verhalten wie die erwachsenen Pflanzen. Wo Ausnahmen davon vorkommen, dürfte es sich wohl stets um eine Anpassung der Keimpflanzen an besondere Verhältnisse handeln.

Anatomische Bemerkungen.

Schleim ist sehr selten. Lauterbach gibt an, dass er nur bei *M. macrothele,* welche eine der schlanksten der Gattung ist, vorkommt. Epidermis und das Hypoderm sind nirgends besonders entwickelt und in einigen Fällen überraschend zart.

Das Bündelsystem zeigt zweierlei Ausbildungsformen, ohne Zweifel mit Zwischenformen. Bei allen den von mir untersuchten Formen mit Furchen sind Blatt- und Polstersysteme getrennt. Das Blattsystem verzweigt sich reichlich in der Mamilla und liefert die Rindenbündel derselben. Das Polstersystem besteht aus zwei oder drei Strängen, welche gewöhnlich all von dem Holzcylinder ausgehen. Wenn aber ein Marksystem vorhanden ist, so werden einer oder zwei dieser Stränge mit Querbindung mit dem Holzcylinder, von diesem geliefert. Indem diese Stränge sich der Oberfläche nähern, verzweigen sie sich bis sie einen Ring von 12—20 Bündel bilden, welcher endlich zu dem Polster läuft.

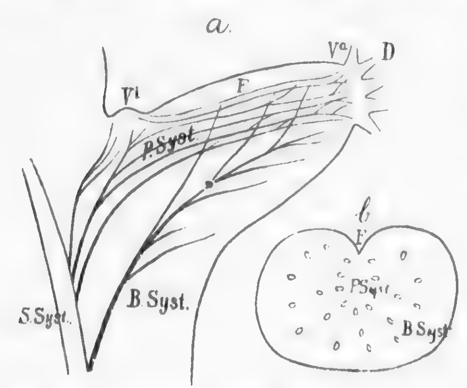


Fig. 13. Diagramm einer Mamilla von einer Mamillaria mit einer Furche. a Längsschnitt; b Querschnitt; F Furche; V^a äusserer Vegetationspunkt; V^i innerer Vegetationspunkt; andere Buchstaben wie bei Fig. 6.

Die lange Ausstreckung des Polsters aber hat den Verlauf des Polstersystems in der Weise beeinflusst, dass endlich der Bündelring zuerst zum inneren Vegetationspunkt läuft, dann durch dass ganze sterile Zwischenstück dicht unterhalb der Furche noch wie ein Ring bis zum äusseren Vegetationspunkt, wo er mit dem Blattsystem ein Bündelmaschenwerk an den Basen der Dornen bildet (Fig. 13). Von dem Blattsystem geht das ganze Rindensystem

aus und auch noch sogar das der Ränder der Furche. Gelegentlich sind Querverbindungen zwischen den zwei Systemen vorhanden. Bei den furchenlosen Formen aber sind Blatt- und Polstersysteme vereinigt[1]) und nur eine theilweise Trennung wahrnehmbar. Hier findet die Spaltung des Vegetationspunktes statt, bevor die Bündelstränge geformt sind, so dass sie nur wie zwei Aeste eines Systems angelegt werden (Fig. 14). Die successiven Stadien der Entwickelung der zwei Formen sind durch Fig. 15 und 16 erläutert.

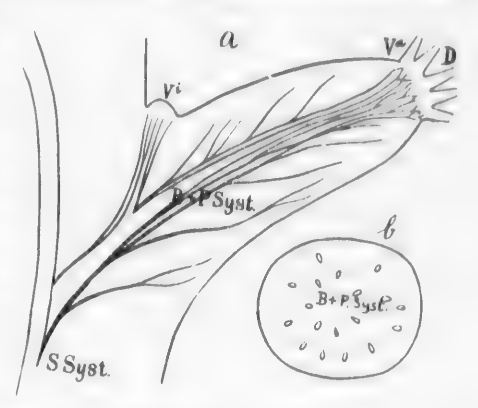
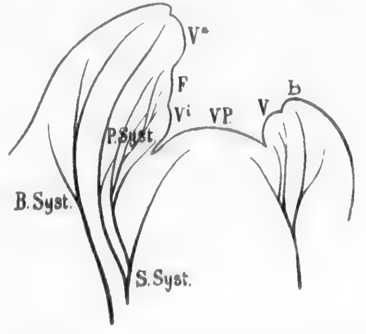
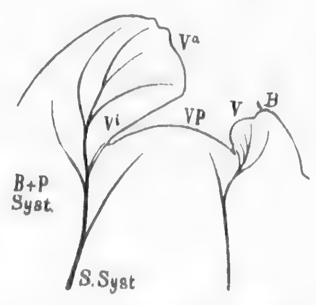


Fig. 14. Diagramm einer Mamilla von einer furchenlosen Mamillaria. B+P vereinigtes Blatt- und Polstersystem; andere Buchstaben wie in Fig. 6.

Pelecyphora.

Diese Gattung stellt morphologisch eine furchenlose Mamillaria dar. Die frühzeitige Spaltung und darauf beruhende Unabhängigkeit der zwei Punkte von einander ist hier ebenso gut oder fast noch deutlicher





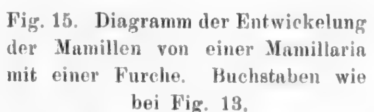

Fig. 15. Diagramm der Entwickelung der Mamillen von einer Mamillaria mit einer Furche. Buchstaben wie bei Fig. 13.

Fig. 16. Diagramm der Entwickelung der Mamilla von einer furchenlosen Mamillaria. Buchstaben wie bei Fig. 14.

ausgeprägt als bei Mamillaria. Die Dornen entwickeln sich dorsiventral. Sie wachsen aber in der zu der gewöhnlichen Weise

1) Man kann diesen Ausdruck gebrauchen; dennoch ist es wahrscheinlich, dass wir es hier mit einer Unterdrückung des Stammendes des Polster-

umgekehrten Richtung, d. h. die inneren Dornen wachsen viel schneller als die äusseren, obwohl sie später angelegt zu werden scheinen.

Die Dornen sind Weichdornen und so angeordnet, dass sie Hohlräume einschliessen und dadurch die Transpiration vermindern. Die Mamillen sind bei guten Exemplaren in der Divergenz $^{21}/_{34}$ angeordnet.

Anhalonium.

Ausser dem zu Echinocactus hingestellten *A. Williamsii* und *A. Jourdanianum* enthält diese Gattung zwei Typen: 1. die Arten, welche tiefgefurchte und mit Höckern versehenen Mamillen tragen, wie z. B. *A. fissuratum* und 2. die Arten, welche pyramidenförmige glatte Mamillen besitzen, wie *A. prismaticum*.

Ich habe die Entwickelung der zwei genannten Arten genau untersucht. Die jungen Mamillen von *A. fissuratum* zeigen ganz dieselben Erscheinungen wie die der Mamillen mit Furchen, d. h. eine Ausstreckung und Spaltung des Polsters, so dass endlich zwei Punkte mit einer Zwischenfurche vorhanden sind. Später schliesst sich die Furche am äusseren Ende und ihre Ränder wachsen dort zusammen, so dass der äussere Punkt isolirt wird. Der letztere erzeugt Haare und kleine, aber gut ausgebildete Dornen, welche aber mit blossem Auge nicht sichtbar sind. Durch Weiterwachsthum des Mamillagewebes wird er allmählich überwölbt, so dass nur eine kaum dem blossen Auge sichtbare Spur davon in der erwachsenen Mamilla dicht unterhalb der Spitze übrig bleibt, welche schliesslich nur mit Hilfe des Mikroskops auf Schnitten zu finden ist. Der grösste Theil der Furche dauert als eine mit Haaren gefüllte Grube aus; an deren innerem Ende steht der innere Vegetationspunkt, welcher Blüthen erzeugt. Dieser Punkt steht nicht direkt in der Achsel der Mamilla, sondern bedeutend auf der Mamillabasis erhoben.

Bei *A. prismaticum* finden wir Vorgänge, welche mit denen der furchenlosen Mamillarien fast identisch sind. Die Achselknospe wird getrennt bevor sie ein Polster gebildet hat, so dass keine Furche vorhanden ist. Der äussere Vegetationspunkt wird durch Wachsthum der Mamilla mit ihrer Spitze emporgehoben. Er trägt Haare und kleine, dem blossem Auge unsichtbare Dornen und auf derselben Weise wie bei *A. fissuratum* ist er überwölbt und zurückgedrängt. Das Blatt dauert aus und wächst, so dass es eine bedeutende dreieckige Spitze der

systems und einer Erweiterung des schon bei Opuntia genannten Blattpolstersystems zu thun haben.

Mamilla bildet. Der innere Punkt steht direkt in der Achsel der Mamilla.

Es ist klar, dass wir hier in dem Verhalten der Gattungen Anahalonium und Mamillaria eine Parallelbildung vor uns haben. Die Keimpflanzen von *A. prismaticum* sind von Goebel abgebildet. Es wäre von besonderem Interesse, die erste Spaltung des Vegetationspunktes bei den schlanken Mamillen dieser Keimpflanzen aufzufinden.

Das Verschwinden der Dornen lässt die Pflanzen ohne wahrnehmbare Schutzmittel gegen Thiere, ausser der äusserst dicken und harten Cuticula. *A. fissuratum* wächst theilweise in dem Boden eingesenkt und seine graue Farbe und flache und gehöckerte Oberfläche machen die Pflanzen dem Boden ähnlich und unauffällig, so dass sie dadurch für Thiere schwer zu sehen sind. Wahrscheinlich haben wir darin die Erklärung seiner Charaktere. Bei *A. prismaticum* kann dies kaum der Fall sein.

Der Holzcylinder zeigt eine Erscheinung, welche nicht anderswo bei den Cacteen sich findet. In einer Grundmasse von wasserspeicherndem Gewebe liegen die Stammbündel, deren Querschnitte fächerartig ausstrahlen und oftmals so stark gekrümmt erscheinen, dass der Siebtheil oftmals wieder zum Stammmittelpunkt hingewendet ist. Blatt- und Polstersysteme sind verschieden.

Die Gattung Nopalea, Pfeiffera und Hariota habe ich nicht untersucht.

Zusammenstellung der wichtigsten Resultate.

1. Das Prinzip von Goebel, dass „die grosse Mannigfaltigkeit in der äussern Gestaltung der Kakteen sich zurückführen lässt auf wenige, ja man kann sagen eine einzige Grundform, aus welcher durch stärkeres Wachsthum bestimmter Theile, Verkümmerung anderer, alles übrige sich ableiten lässt", wird durch meine Untersuchungen bestätigt.

2. Normale Uebergangsformen zwischen Dornen und Blätter sind bei Opuntia und Echinopsis wie auch wahrscheinlich bei anderen Gattungen vorhanden. Dadurch ist es bewiesen, dass die Dornen und die mit denselben homologen Borsten umgewandelte Blätter sind. Schon wegen ihrer dorsiventralen Anordnung können sie nicht als Knospenschuppen gedeutet werden.

3. Jedes Blatt bei den Cacteen besitzt eine einzige Achselknospe, welche für gewöhnlich einzeln bleibt. Bei den Gattungen Peireskia, Rhipsalis, Echinocactus, Mamillaria, Anhalonium und wahrscheinlich Epiphyllum aber, wird der Vegetationspunkt ausgestreckt und ge-

trennt. Diese Spaltung ist keine Verzweigung und keine Dichotomie, sondern eine Trennung durch Ausstreckung und Erzeugung von Dauergewebe zwischen zwei Theilen des Vegetationspunktes. Der innere Punkt der Mamillarien ist von dieser Trennung abhängig und ist keine Neubildung. Die Furche ist nur das Resultat einer Langausstreckung des Polsters.

4. Die Erzeugung von Dornen und Borsten ist immer dorsiventral, ausser bei Peireskia, deren äusserer Vegetationspunkt sie radial erzeugt, und ausser Opuntia, deren Vegetationspunkt sie anfänglich dorsiventral, später aber radial erzeugt.

5. Die Scheide der Dornen der Cylinderopuntiae wird von verklebten Haaren gebildet.

6. Arten von Opuntia, Cereus, Rhipsalis und Mamillaria besitzen honigausscheidende Gebilde, welche immer wirkliche oder metamorphosirte Dornen sind.

7. Die Dornen ausser den Nectariendornen sind entweder Schutz- oder Weichdornen. Die ersten zeigen oftmals eine Querbänderung, welche durch Alterniren von lufthaltenden und luftfreien Gewebezonen verursacht wird. Die letzteren besitzen getüpfelte oder behaarte Epidermis.

8. Die Bündelsysteme aller Gattungen sind nur Modificationen mit einem gelegentlichen, zugefügten Marksystem, des Typus, welcher bei Opuntia vorkommt.

9. Parallelbildungen in verschiedenen Gattungen sind häufig. Die folgenden Charaktere kommen wiederholt und augenscheinlich ohne Vererbung zum Vorschein:

a) die Trennung des Achselvegetationspunktes;
b) das Auswachsen der Basis des Blattkissens zu einem blattähnlichen Gebilde;
c) die Anwendung der Blätter wie Schuppen zum Schutz der Polster;
d) mehrzellreihige Haare;
e) getüpfelte Epidermis der Dornen;
f) Cephaliumbildung.

Schliesslich haben wir nur zu erwähnen, was die vorliegenden Studien über die Verwandtschaft der Gattungen lehren. Wie Schuhmann (IV), sagt, sind bei dieser Familie (im Gegensatz der Regel) vegetative Charaktere wichtiger für systematischen Zweck als die der Blüthen. Das Verhalten der Achselvegetationspunkte ausser seiner oftmals neuaustretenden Spaltung bietet das beste Merkmal unter

den vegetativen Charakteren. Mit demselben als Hauptcharakter und anderen vegetativen, sowohl Blüthencharakteren als Nebencharakteren, kann man die Verwandtschaft der Gattungen der Cacteen annäherungsweise bestimmen. Für die Zusammengehörigkeit der Gattungen lässt sich darnach das nachfolgende Schema construiren.

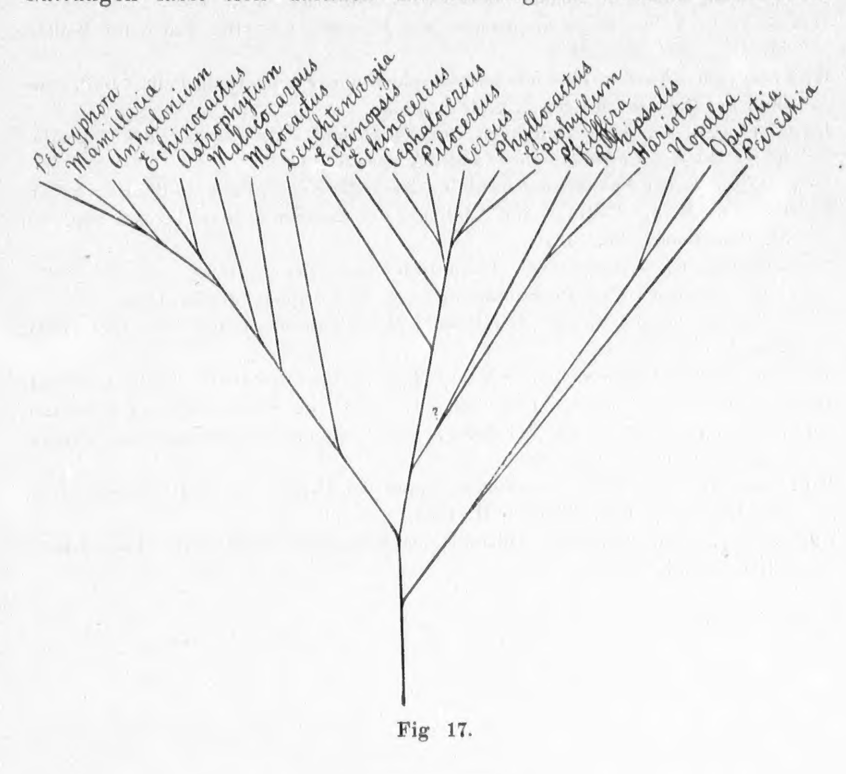


Fig 17.

Verzeichniss der citirten und gebrauchten Litteratur.

Arloing, S., Recherches anatomiques sur le Bouturage des Cactées. Ann. Sci. Nat. VI. Sér. IV. 1887.

Baillon, Cactacées. Histoire des Plantes IX. 1886.

Bentham and Hooker, Cactaceae in Genera Plantarum I.

Caspari, H., Beiträge zur Kenntniss des Hautgewebes der Cacteen. Zeitschr. für Natw. LVI. 1883.

De Bary, A., Vergleichende Anatomie.

De Candolle, M. A. P., Revue de la Famille des Cactées. Mem. Mus. d'Hist. Nat. Paris XVII. 1828.

Delbrouk, C., Die Pflanzenstacheln. Hanstein's Bot. Abhandl. II. 1875.

Delpino, F., Funzione mirmecofila nel Regno vegetale. Mem. del. Accad. del. Scienze di Bologna VII. 1886.
Engelmann, G., Botanical Works. Cambridge. Mass. 1887.
Forster, C. F., und Rümpler, T., Handbuch der Cacteenkunde. 2. Aufl. Leipzig 1886.
Goebel, K., Kakteen. Pflanzenbiologische Schilderungen I. 1889.
Irmisch, J., Ueber die Keimpflanzen von Rhipsalis Cassytha und deren Weiterbildung. Bot. Zeit. 1876.
Kauffmann, N., Zur Entwickelungsgeschichte der Cacteenstacheln. Bull. Soc. imp. des Nat. de Moscou XXXIV. 1859.
Lauterbach, C., Untersuchungen über Bau und Entwickelung der Sekretbehälter bei den Cacteen. Bot. Centr. XXXVII. 1889.
Lewin, L., Ueber Anhalonium Lewinii. Arch. für Exper. Path. u. Pharm. XXIV.
Schleiden, M. J., Beiträge zur Anatomie der Cacteen. Mem. l'Acad. imp. Sci. St. Petersbourg IV. 1845.
Schumann, K., I. Cactaceae. Flora Brasiliensis IV. 2. 1890.
— — II. Cactaceae. In: Die Succulenten von T. Rümpler. Berlin 1892.
— — III. Cactaceae. Engler und Prantl, Nat. Pflanzenfamilien 103. Lief. 1894. (Nur bis Mamillaria.)
— — IV. Kurze Abhandlungen in Monatschrift für Cacteenkunde. Berlin 1893—94.
Treviranus, Physiologie der Gewächse II, 1838 (von Wetterwald pag. 409 citirt).
Vöchting, H., Beiträge zur Morphologie und Anatomie der Rhipsalideen. Pringsheim's Jahrbücher IX. 1874.
Wetterwald, X., Blatt- und Sprossbildung bei Euphorbien und Cacteen. Nov. Act. Ksl. Leop. Car. Akad. LIII. 1889.
Zuccarini, J. G., Cacteae. Abhandl. der Münchener Akad. Math. Phys. Klasse Bd. II. 1831—36.
